

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

MUDANÇAS CLIMÁTICAS GLOBAIS E RISCO DE EXTINÇÃO PARA LAGARTOS
DO BRASIL

Vitor Hugo Gomes Lacerda Cavalcante

Brasília - DF
Dezembro de 2019



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

MUDANÇAS CLIMÁTICAS GLOBAIS E RISCO DE EXTINÇÃO PARA LAGARTOS
DO BRASIL

Vitor Hugo Gomes Lacerda Cavalcante

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Ecologia da Universidade de Brasília como parte das
exigências para obtenção do título de Doutor em
Ecologia.

Orientador: Professor Dr. Guarino R. Colli

Brasília - DF
Dezembro de 2019

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	5
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	8
CAPÍTULO 1.....	10
Comparing correlative and mechanistic approaches to estimate climate-driven extinction risk of an endemic lizard	10
Abstract.....	11
INTRODUCTION.....	12
MATERIALS AND METHODS.....	16
Data	16
<i>Environmental, land use and species occurrence data</i>	16
<i>Environmental data</i>	16
<i>Land use data</i>	17
<i>Species occurrence data</i>	17
<i>Ecophysiological data</i>	18
<i>Thermal performance</i>	18
<i>Hours of activity</i>	20
Modeling	20
<i>Environmental models</i>	20
<i>Ecophysiological models</i>	21
<i>Thermal performance</i>	21
<i>Hours of activity (H_{act})</i>	22
<i>Modeling</i>	22
<i>Hybrid model</i>	23
<i>Model comparison and evaluation</i>	23
Model predictions and projections	24
RESULTS	24
DISCUSSION	26
ACKNOWLEDGEMENTS.....	28
REFERENCES.....	29
FIGURES AND TABLES.....	36
CAPÍTULO 2.....	48
Incorporando desempenho térmico em modelos de adequabilidade climática e estimativas de extinção para um lagarto endêmico do Cerrado no Brasil	48
Resumo	49
1. Introdução	50

2. Material e métodos	52
2.1 Espécie focal e área de estudo	52
2.2 Dados ambientais, uso do solo e ocorrência da espécie	53
2.3 Dados ecofisiológicos	55
2.4 Análise dos dados.....	57
3. Resultados e discussão	59
4. Conclusão	62
Referências	63
Figuras	67
CAPÍTULO 3	72
Risco de extinção para lagartos endêmicos do bioma Cerrado em cenários climáticos futuros: análises em uma perspectiva ecofisiológica	72
Resumo	73
Introdução	74
Material e métodos	76
<i>Área de Estudo</i>	76
<i>Espécies endêmicas do Cerrado e ocorrência</i>	76
<i>Coleta de dados ecofisiológicos</i>	77
<i>Modelagem ecofisiológica</i>	78
SDMs	79
Resultados e discussão	80
Conclusão	81
Referências bibliográficas	81
Figuras e tabelas	89

INTRODUÇÃO GERAL

As modificações que o homem vem realizando nos ecossistemas naturais são tão intensas que mesmo processos ecológicos globais já são afetados, resultando no aumento das taxas de extinção de espécies a níveis nunca vistos na história humana (Barnosky et al., 2011; Beebee & Griffiths, 2005). Somente na categoria ameaçadas de extinção a lista vermelha da IUCN registra atualmente 3801 espécies de animais no mundo (IUCN, 2015). No Brasil temos 1173 espécies da fauna ameaçadas de extinção, sendo 80 espécies de répteis (ICMBio, 2014). As mudanças climáticas antropogênicas associadas aos impactos diretos nos ecossistemas, estão incrementando as taxas de extinção de espécies. Para animais vertebrados acredita-se que este incremento chegue a 90% até 2100 em áreas específicas da América Central e montanhas na Cordilheira dos Andes. No Brasil a distribuição de alguns grupos de aves e plantas será deslocada para o sul onde existem menos habitats naturais preservados (IPCC, 2014).

Os relatórios do Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC, apontam para um aumento na temperatura média global de até 3°C até 2080, no entanto existem projeções de grandes variações regionais de temperatura e conseqüentemente de precipitação. O aquecimento do clima tem sido registrado para a América do Sul em torno de +0,7 a +1,0 °C nos últimos 40 anos, as projeções até o ano de 2100 são de um aumento em torno de +1,7 a +6,7 °C, a precipitação média no Nordeste do Brasil por exemplo pode ser reduzida em 22% no mesmo período (IPCC, 2013). O aquecimento global é um impacto recente e por isso pouco compreendemos sobre as suas conseqüências sobre a biodiversidade. Os cenários apontados têm gerado um grande interesse sobre quais respostas os organismos podem apresentar frente as variações térmicas ambientais (Fei et al., 2012). Teriam os organismos limites de tolerâncias fisiológicas para altas temperaturas, alterando as interações bióticas ou outros fatores? São alguns dos questionamentos feitos pela comunidade científica atualmente (Cahill et al., 2013).

Validações empíricas de previsões de extinções globais exigem três tipos de evidências: extinções atuais ligadas a macroclima devem ser validadas vinculando-se a causas térmicas biofísicas decorrentes de microclima; o ritmo das mudanças climáticas deve comprometer a adaptação térmica, de tal modo que as taxas evolutivas estejam atrasadas pelo aquecimento global devido a limitações na fisiologia térmica; e extinções por alteração climática devem ser medidas a nível global (Harte, Ostling, Green, & Kinzig, 2004). Duas respostas compensatórias naturais são possíveis: uma mudança na

dispersão das espécies para ambientes termicamente mais favoráveis, ou um ajuste a novos ambientes pela plasticidade fenotípica, fisiológica ou adaptação. A falta de ajuste ou adaptação culmina em colapso demográfico e extinção (B. Sinervo et al., 2010).

B. Sinervo et al. (2010), combinando modelos fisiológicos com observação de extinção local de lagartos no México, projetou para todo o mundo um percentual de 39% de riscos de extinções locais de lagartos até 2080, sendo que as projeções foram validadas com observações de populações de lagartos extintas entre 1975 e 2009, sugerindo que os lagartos estão realmente ameaçados pelas mudanças climáticas. Clusella-Trullas and Chown (2011), consideram o modelo aplicado por B. Sinervo et al. (2010), insuficiente para prever a perda global de espécies de lagartos como resposta as mudanças climáticas antropogênicas, considerando necessário um refinamento das análises a nível de grupo de espécies e regiões para que o modelo possa ser extrapolado para uma escala global.

Logan, Huynh, Precious, and Calsbeek (2013) consideram que as temperaturas ambientais são medidas em resoluções altas, enquanto a maioria das espécies experimentam variações térmicas em escalas muito menores. Estudos recentes sobre risco de extinção de lagartos associados a mudanças climáticas têm variado grandemente sobre a extensão dos riscos de acordo com as características de história de vida das espécies, ambientes em que vivem e abordagens metodológicas utilizadas (Bellard, Bertelsmeier, Leadley, Thuiller, & Courchamp, 2012; Caldwell, While, Beeton, & Wapstra, 2015; Gadsden et al., 2012; Gunderson & Leal, 2012; Medina et al., 2012). O que dificulta análises mais precisas dos riscos de extinção mediados pelo clima. A combinação de abordagens onde diferentes tipos de modelos convergem para os mesmos resultados, apontam para um caminho de redução das incertezas (Ceia-Hasse, Sinervo, Vicente, & Pereira, 2014).

Para os lagartos europeus *Lacerta lepida* e *Iberolacerta monticola*, foram calculados riscos de extinção utilizando as abordagens correlativa baseada em distribuição e fisiológica baseada em parâmetros térmicos das espécies. O modelo correlativo registou 39% e 100% de risco de extinção respectivamente, enquanto o modelo fisiológico registou 27% e 0% e a combinação dos modelos aponta para 8% e 0% de risco de extinção até 2050 (Ceia-Hasse et al., 2014). A divergência entre estes padrões de extinção por abordagem, indica a necessidade de utilização de diferentes métodos nas avaliações de risco de extinção. Uma alternativa seria o uso de dados demográficos para estes fins, mas isto é bastante limitado devido aos custos associados para a sua obtenção, no entanto respostas demográficas dão uma indicação mais próxima

de como as pressões afetam a viabilidade das populações e contribuem para o risco de extinção (Lawson, Vindenes, Bailey, & van de Pol, 2015; Selwood, McGeoch, & Mac Nally, 2014).

As características climáticas dos ambientes em que as espécies de lagartos vivem e suas influências no risco de extinção destes animais também são temas de investigação importantes neste contexto. Em uma análise mais ampla considerando animais ectotérmicos e endotérmicos Huey et al. (2012), concluíram que organismos ectotérmicos, como os lagartos, compartilham traços de vulnerabilidade em florestas tropicais. Em estudo global B. Sinervo et al. (2010), registraram percentuais de extinção maiores que 90% para espécies de lagartos heliotérmicas com temperaturas corporais entre 32 e 35 °C em ambientes tropicais como o Cerrado e a Caatinga.

Os lagartos possuem estreita relação com as condições climáticas que os cercam, muitas espécies são termorreguladoras, o que as levam a enfrentar, ou não, as condições extremas principalmente em ambientes abertos. Lagartos retiram-se para refúgios mais frios para evitarem o sobreaquecimento, no entanto as horas de restrição em nichos térmicos limitam o forrageamento prejudicando as funções metabólicas de crescimento, manutenção e reprodução, prejudicando as taxas de crescimento populacional podendo aumentar o risco de extinção (B. Sinervo et al., 2010). Pouco sabemos sobre quais respostas estes animais vão manifestar diante de um cenário de aumento da temperatura que pode chegar a +6,7 °C até 2100 (IPCC, 2013).

O objetivo principal deste projeto foi avaliar o risco de extinção devido ao aquecimento global, sobre espécies de lagartos em ambientes tropicais dos biomas abertos do Brasil, especificamente do Cerrado. Para tal desenvolvemos quatro modelos de adequabilidade climática considerando uma abordagem correlativa (com uso de dados de ocorrência e ambientais), duas abordagens mecanicistas (com o acréscimo de dados ecofisiológicos de desempenho térmico e horas de restrição) e uma abordagem que combina informações correlativas e mecanicistas. Desta forma buscou-se modelos mais acurados que permitissem uma predição dos riscos de extinção de formas mais confiáveis. Ao final deste trabalho pretendemos contribuir para um entendimento mais amplo sobre risco de extinção e mudanças no clima, orientando assim possíveis medidas mitigadoras destes impactos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., . . . Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51-57. doi:10.1038/nature09678
- Beebee, T. J. C., & Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125(3), 271-285. doi:10.1016/j.biocon.2005.04.009
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett*, 15(4), 365-377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., . . . Wiens, J. J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proc Biol Sci*, 280(1750), 20121890. doi:10.1098/rspb.2012.1890
- Caldwell, A. J., While, G. M., Beeton, N. J., & Wapstra, E. (2015). Potential for thermal tolerance to mediate climate change effects on three members of a cool temperate lizard genus, *Niveoscincus*. *J Therm Biol*, 52, 14-23. doi:10.1016/j.jtherbio.2015.05.002
- Ceia-Hasse, A., Sinervo, B., Vicente, L., & Pereira, H. M. (2014). Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), 679-688. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x
- Clusella-Trullas, S., & Chown, S. L. (2011). Comment on "Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches".pdf>. *Science*, 332(6029), 537.
- Fei, T., Skidmore, A. K., Venus, V., Wang, T., Schlerf, M., Toxopeus, B., . . . Liu, Y. (2012). A body temperature model for lizards as estimated from the thermal environment. *Journal of Thermal Biology*, 37(1), 56-64. doi:10.1016/j.jtherbio.2011.10.013
- Gadsden, H., Ballesteros-Barrera, C., Hinojosa de la Garza, O., Castañeda, G., García-De la Peña, C., & Lemos-Espinal, J. A. (2012). Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 83, 1-9. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.03.014
- Gunderson, A. R., & Leal, M. (2012). Geographic variation in vulnerability to climate warming in a tropical Caribbean lizard. *Functional Ecology*, 26(4), 783-793. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.01987.x
- Harte, J., Ostling, A., Green, J. L., & Kinzig, A. (2004). Biodiversity conservation - Climate change and extinction risk. *Nature*, 430(6995), 1. doi:10.1038/nature02718
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., & Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 367(1596), 1665-1679. doi:10.1098/rstb.2012.0005
- ICMBio. (2014). Listas das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção. Retrieved from <http://www.icmbio.gov.br/portal/faunabrasileira/lista-de-especies>. Retrieved 20/04/2016
- <http://www.icmbio.gov.br/portal/faunabrasileira/lista-de-especies>

- IPCC. (2013). Intergovernmental Panel on Climate Change: Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections. Retrieved from Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA:
- IPCC. (2014). Climate Change 2014. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. . Retrieved from Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA:
- IUCN. (2015). The IUCN red list of threat species. Retrieved 03.04.2016, from 2015-4
- Lawson, C. R., Vindenes, Y., Bailey, L., & van de Pol, M. (2015). Environmental variation and population responses to global change. *Ecol Lett*, 18(7), 724-736. doi:10.1111/ele.12437
- Logan, M. L., Huynh, R. K., Precious, R. A., & Calsbeek, R. G. (2013). The impact of climate change measured at relevant spatial scales: new hope for tropical lizards. *Global Change Biology*, 19(10), 3093-3102. doi:10.1111/gcb.12253
- Medina, M., Scolaro, A., Mendez-De la Cruz, F., Sinervo, B., Miles, D. B., & Ibarqueengoytia, N. (2012). Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology*, 37(8), 579-586. doi:10.1016/j.jtherbio.2012.06.006
- Selwood, K. E., McGeoch, M. A., & Mac Nally, R. (2014). The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biol Rev Camb Philos Soc*. doi:10.1111/brv.12136
- Sinervo, B., Mendez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., . . . Sites, J. W., Jr. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328(5980), 894-899. doi:10.1126/science.1184695

CAPÍTULO 1

(artigo submetido ao periódico Global Change Biology)

Comparing correlative and mechanistic approaches to estimate climate-driven extinction risk of an endemic lizard

Running head: Climate-induced extinction risk of a lizard

Vitor Hugo Gomes Lacerda Cavalcante^{1,2}

Gabriel Henrique de Oliveira Caetano³

Leandro Braga Godinho⁴

Izabella Paim de Melo C. da Silva¹

Barry Sinervo³

Donald B. Miles⁵

Guarino Rinaldi Colli¹

¹ Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brazil

² Instituto Federal do Piauí, Teresina, PI, Brazil

³ University of California at Santa Cruz, Santa Cruz, CA, USA

⁴ Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, MT, Brazil

⁵ Ohio University, Athens, OH, USA

Correspondence: Vitor H. G. L. Cavalcante, phone: +55 61 99815 4981, e-mail:

vitor.cavalcante@ifpi.edu.br

Keywords: climate change, extinction, species distribution models, ecophysiology, lizard, Cerrado, correlative models, mechanistic models, deforestation

Paper type: primary research

Abstract

One of the greatest challenges for biologists is to predict the extent of impacts of current climate change on biodiversity. Correlative and mechanistic species distribution models are some of the main tools currently used for that end, but which is more appropriate to predict the risk of species extinction? We evaluated if models based on ecophysiological data are more accurate to predict climatic suitability areas and climate-induced risk of extinction of *Micrablepharus atticolus*, a lizard endemic to the Cerrado biome in Brazil. We assessed models with four different kinds of predictors: environment only, temperature determined locomotor performance, temperature determined hours of activity and the combination of all those. The performance model was the most accurate, followed by hours of activity, correlative and combined. We then compared predictions of climatic suitability and extinction risk made with the performance and environment only models for the contiguous Cerrado and after the inclusion of peripheral isolates in neighboring biomes. In both cases, the performance

model predicted larger areas of suitability than the environment only model (36.7% for the contiguous Cerrado and 43.9% including peripheral isolates). We built future projections of climate suitability based on twelve general circulation models, three representative concentration pathways (2.6, 4.5 and 8.5), two years (2050 and 2070), and three deforestation scenarios for the Cerrado (no deforestation, under the Brazilian Forest Code, and business as usual). Almost all of the projections indicated loss of climatic suitability areas for *M. atticolus*. Mean extinction risk based on performance models was 94.8%, but 69.9% based on environment only models. Our results indicate that ecophysiology based models, which incorporate information on biological processes, are more accurate and consequently make more reliable predictions than environment only models without such information, which can grossly underestimate climate-induced extinction risks.

INTRODUCTION

Cumulative anthropogenic impacts on natural ecosystems have reached such levels that global ecological processes are being disrupted (Ruddiman, 2013; Steffen et al., 2018) and a major biodiversity crisis is unfolding (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015). When confronted with unfavorable changes in their environments, natural populations may persist through phenotypic plasticity or adaptation (Chevin, Collins, & Lefevre, 2013; Valladares et al., 2014) and by tracking areas of environmental suitability through migration and range shifts (Parmesan, 2006; Thuiller et al., 2008; Tomiolo & Ward, 2018); otherwise, they undergo local extirpation or global extinction (Barry Sinervo et al., 2010). Forecasting species responses to such changes is critical to mitigate anthropogenic impacts and ensure their persistence, which is often accomplished by the use of predictive statistical models (Mouquet et al., 2015; Pereira

et al., 2010). Correlative models associate species occurrences or abundances with environmental characteristics of their ranges to predict areas with suitable environmental conditions, being the most popular approach to forecast species range shifts under future change (Elith, Kearney, & Phillips, 2010; Elith & Leathwick, 2009). However, correlative models have been criticized for assuming that species are at equilibrium with their environments (Araújo & Pearson, 2005; Munguia, Rahbek, Rangel, Diniz, & Araujo, 2012a) and for having low transferability—in space or time—to novel environments (Davis, Jenkinson, Lawton, Shorrocks, & Wood, 1998; Menke, Holway, Fisher, & Jetz, 2009). By explicitly implementing spatial formulations of relevant biological processes, such as physiology, dispersal, demography and species interactions, mechanistic models attempt to avoid the shortcomings of the correlative approach; yet, they require data that are often costly and of limited availability (Connolly, Keith, Colwell, & Rahbek, 2017; M. Kearney & Porter, 2009b; Leroux et al., 2013; Urban et al., 2016).

Addressing the merits of these different approaches is often accomplished through accuracy metrics based on the fit of model predictions to observed species distributions (Allouche, Tsoar, & Kadmon, 2006; C. R. Liu, White, & Newell, 2011). However, the most accurate model may not necessarily produce the best predictions under novel conditions and some models may be more sensitive to sampling bias, which might also reduce model transferability (Randin et al., 2006; Rodda, Jarnevich, & Reed, 2011). Further, less complex models tend to produce less accurate predictions, but tend to have improved transferability (Guisan, Thuiller, & Zimmermann, 2017). Some have advocated the integration of eco-physiological and environmental predictors into hybrid models, with the hope of improved model transferability for novel conditions (Buckley, Waaser, MacLean, & Fox, 2011; Ceia-Hasse et al., 2014; Martínez, Arenas, Trilla,

Viejo, & Carreno, 2015; Rodríguez, Garcia, Carreno, & Martinez, 2019). Alternatively, different model predictions can be averaged using model accuracies as weights, which presumably accounts for the many sources of model uncertainties and produces more robust predictions (Buisson, Thuiller, Casajus, Lek, & Grenouillet, 2010; Diniz et al., 2009; Watling et al., 2015). Which of these several approaches is more accurate in forecasting global change impacts on species range shifts is still a matter of debate (C. F. Dormann et al., 2012; Fordham et al., 2018; Lurgi, Brook, Saltre, & Fordham, 2015; Morin & Thuiller, 2009).

The need to accurately forecast responses to environmental changes is more urgent for species from highly threatened regions, such as the Brazilian Cerrado (P. S. Oliveira & Marquis, 2002). Due to the combination of high levels of biodiversity/endemism and high rates of conversion of natural habitats into crops and pastures, the Cerrado is a global biodiversity hotspot (Mittermeier, Myers, Thomsen, da Fonseca, & Olivieri, 1998; N. Myers, Mittermeier, Mittermeier, da Fonseca, & Kent, 2000). Yet, protected areas cover only 7.7% of the Cerrado, more than 50% of the native habitats have been cleared and increased pressure from agriculture expansion will likely wipe out the remaining Cerrado by 2050 (Beuchle et al., 2015; U. Oliveira et al., 2017; Strassburg et al., 2017). Previous studies predicting biodiversity responses to environmental changes in the Cerrado produced conflicting results. Diniz-Filho et al. (2009) predicted gains in areas of suitability for 76% of 753 species of vertebrates in 2050, but gains were predicted to occur in areas of intense cattle ranching activities. Conversely, climatically suitable areas for the endemic snake *Phalotris lativittatus* were predicted to shrink by 65-70% in 2050 and 80-90% in 2080 (Vasconcelos, 2014) and Cerrado bats were predicted to lose, on average, from 54.3% (not allowing dispersion) to 18.1% (allowing dispersion) of their areas of climate suitability (Aguiar, Bernard,

Ribeiro, Machado, & Jones, 2016). None of these studies, however, used mechanistic models.

Lizards are model organisms for ecological and evolutionary studies (Pianka & Vitt, 2003). As terrestrial ectotherms, which depend on external heat sources for thermoregulation, they are highly susceptible to changes in the environment, particularly those that affect their thermal biology (Nowakowski et al., 2018). Here we used the lizard *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic species of the Cerrado, to compare predictions of range shifts of models including only environmental predictors, models including only ecophysiological predictors and hybrid models including both, under climate change and land-use scenarios for 2050 and 2070. *Micrablepharus atticolus* is a small-bodied, blue-tailed lizard that lives primarily amid the leaf litter; it is active during the hottest hours of the day, feeds on diverse groups of arthropods, breeds during the dry season and lays multiple clutches during the year (Sousa et al., 2016; Sousa et al., 2015; Vieira, Mesquita, Péres, Kitayama, & Colli, 2000). We assess the potential gains in accuracy resulting from the incorporation of eco-physiological data on hours of activity and thermal performance into models predicting climate-induced range shifts and extinction risk. We also account for model uncertainty resulting from the use of different modeling algorithms, and climate change and land-use scenarios.

MATERIALS AND METHODS

Data

Environmental, land use and species occurrence data

Environmental data

We extracted climatic and elevation data for the location of each occurrence record (below) from the WorldClim database (Robert J. Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2005), at a resolution of 2.5 minutes, using the RASTER package (R. J. Hijmans, 2019) in R (R Core Team, 2018). Climatic variables consisted of minimum, mean and maximum temperature, precipitation, and 19 derived bioclimatic variables (BIO1 through BIO19) for the present (1960-1990) and for the years 2050 and 2070. Future climate data derived from the IPCC5 climate projections from global climate models (GCMs) for three representative concentration pathways (RCPs), which predict climate patterns under different amounts of greenhouse gases emissions (Robert J. Hijmans et al., 2005). To incorporate uncertainties in the estimation of future climates, we used data from twelve GCMs (Supporting Information Table S1) and three RCPs (2.6, 4.5 and 8.5). We cropped all WorldClim layers to South America between 10° and -40° latitude and -80° and -30° longitude.

To eliminate spatially correlated variables, which may lead to increased uncertainty in model parameters and reduced power of the model (de Marco & Nobrega, 2018), we firstly selected 1,000 random points from the study area using a mask (BIO1) to exclude regions with no data and extracted values of environmental variables for the present (1960-1990) at each point, using the DISMO package (Robert J. Hijmans, Phillips, Leathwick, & Elith, 2017). Next, we excluded highly collinear variables regarded as those with variance inflation factors (VIFs) larger than 10 (Carsten F. Dormann et al., 2013), using the USDM package (Naimi, Hamm, Groen,

Skidmore, & Toxopeus, 2014). The analysis retained ten variables: altitude, mean diurnal range (BIO2), isothermality (BIO3), mean temperature of wettest quarter (BIO8), mean temperature of driest quarter (BIO9), precipitation of wettest month (BIO13), precipitation of driest month (BIO14), precipitation seasonality (BIO15), precipitation of warmest quarter (BIO18) and precipitation of coldest quarter (BIO19). We used the same set of variables for model projections in the future (2050–2070).

Land use data

We estimated areas of environmental suitability for *Micrablepharus atticolus* in the present considering (1) the original extension of the Cerrado and (2) the remnants of Cerrado natural habitats. For future projections, we considered three scenarios for the year 2050: (1) no deforestation (original extension of the Cerrado), (2) if the Brazilian Forest Code (Soares-Filho et al., 2014) is put in practice and (3) “business as usual”, i.e., without the Forest Code . We obtained the last two scenarios from GLOBIOM-Brazil, an adaptation of the global economic model (GLOBIOM) to project future land use and agriculture production in Brazil up to 2050, based on governmental data and maps on vegetation, remote sensing land cover, crops, livestock and planted forests (Câmara et al., 2015).

Species occurrence data

We obtained 48 non-overlapping geographic distribution records of *Micrablepharus atticolus* from scientific collections and the literature (Supporting Information Table S2). To reduce possible sampling biases in the dataset, which might affect model predictions, we applied an environmental filter with the ENVSAMPLE function (Varela,

Anderson, García-Valdés, & Fernández-González, 2014), based on the four environmental variables with smallest VIF values (above): BIO2, BIO15, BIO18, BIO19. This procedure retained 35 occurrence points, which were used in further analyses.

Ecophysiological data

Thermal performance

We obtained the preferential body temperature (T_{pref}), thermal sensitivity of sprint speed (speed), maximum critical temperature (CT_{max}) and minimum critical temperature (CT_{min}) of *Micrablepharus atticolus* from 90 specimens collected with pitfall traps and drift fences in four Cerrado localities (Brasília, DF; Gaúcha do Norte, MT; Lagoa da Confusão, TO; and Nova Xavantina, MT). We checked traps daily (often twice a day), took captured lizards to a field laboratory and placed them in individual, plastic terrariums with water and food ad libitum. We obtained T_{pref} by placing each lizard in a 100 cm x 15 cm x 30 cm MDF (medium density fiberboard) thermal gradient, with an open top and a 2cm–deep substrate of mixed sand and vermiculite. We produced a temperature gradient (20–50 °C) by placing an incandescent light bulb (60 W) at one end, simulating light and heat of the day, and an ice pack at the other, simulating the temperature of a shaded refuge. Each lizard placed on the thermal gradient received an insulated thermocouple (5SC-TT-T-36-72, Omega Engineering) attached to the ventral region and connected to an Eight Channel Thermocouple USB Data Acquisition Module (TC-08, Omega Engineering), programmed to record the temperature every minute during 65 min. We regarded the mean of these records as T_{pref} and the upper and lower limits as the maximum voluntary temperature (VT_{max}) and minimum voluntary temperature (VT_{min}) of each lizard, respectively (E. L. Kubisch, Corbalán,

Ibargüengoytía, & Sinervo, 2016).

After each lizard rested for at least two hours after the T_{pref} experiment, we obtained locomotor performance data by inducing the animal to run on a 200 cm x 30 cm x 40 cm MDF race track, under three body temperature conditions (20, 25 and 30°C). There were two trials for each temperature, with intervals of at least 30 min between each trial. We achieved the required body temperatures by exposing lizards to a heat source (60 W incandescent light bulb) or to cold (ice packs) and using a single-channel digital thermometer (HH-91, Omega Engineering). As soon as lizards reached the desired temperature, we placed them on the track and stimulated them to run as fast as possible by gently touching their tails (Miles, 2004). We recorded each race at 420 fps with a digital camera (Casio HS EX-FH25) located 1.5 m above the center of the track and supported by an aluminum tripod. Using software Tracker 4.80 (<https://physlets.org/tracker/>), we obtained the maximum running speed of each lizard at each body temperature.

On the day after collecting T_{pref} and locomotor performance data, we obtained data on critical temperatures. To obtain CT_{min} , we placed each lizard on a plastic box along with an ice gel pack to lower its body temperature, whereas to obtain CT_{max} we used a heat source (60 W incandescent bulb) to slowly increase its body temperature. We observed its behavior and checked every minute its ability to return to the right position when placed on supine. Upon losing this capacity, we immediately recorded the lizard's body temperature with a cloacal thermometer (T-6000, Miller & Weber). We collected CT_{max} data at least one hour after obtaining CT_{min} . All procedures were approved by an ethics committee on animal use (Process number: 33786/2016).

Hours of activity

To estimate microclimatic conditions available to lizards in their natural environment, we measured the operative temperature (T_{oper}) using PVC (Polyvinyl chloride) models (1.5 cm diameter x 6.0 cm length), colored in gray with spray paint. Within each model, we placed one probe of a two-channel automatic data collector (Onset U23-003 HOBO Pro v2 2x External Temperature Data Logger), programmed to record the model's temperature every 10 min. We placed 24 models of each size in different microhabitats used by lizards, with varying degrees of sunlight exposure (e.g., exposed to sun or shade on the ground, under logs, inside termite nests, within the leaf-litter), for at least 20 days. In this way, we recorded the temperature variations to which animals could experience in each microhabitat.

Close to each pitfall trap, we placed an automatic data collector (Onset U23-001 HOBO Pro v2 Temperature/Relative Humidity) that recorded air temperature and relative humidity every 10 min. We protected these data collectors from rain and direct sunlight using a PVC cover, and attached them to iron stakes at 50 cm above the ground, in a microhabitat that best represented a 6m-radius around each trap. The data obtained from these collectors allowed us to estimate the environmental temperatures (T_{env}) experienced by lizards in their environments.

Modeling

Environmental models

We built correlative species distribution models for *M. atticolus* using the occurrence records as the response variable and the environmental data as predictor variables, with the BIOMOD2 package (Thuiller, Georges, R. Engler, & Breiner, 2019). Most statistical

models we implemented require a binary response variable, i.e., both species presence and absence records. Because our data consisted of species presence records only, we generated pseudo-absence (background) points, sampled across the study area. We fitted models with eleven different algorithms: three machine learning algorithms (Generalized Boosting Model – GBM, Classification Tree Analysis – CTA and Random Forest – RF) and seven regression algorithms (Generalized Linear Modeling – GLM, Generalized Additive Model – GAM, Artificial Neural Network – ANN, Surface Range Envelop – SRE, Flexible Discriminant Analysis – FDA, Multiple Adaptive Regression Splines – MARS and Maximum Entropy – MAXENT. Phillips and MAXENT. Tsuruoka) (Beaumont et al., 2016; Qiao, Soberón, Peterson, & Kriticos, 2015). When fitting models based on machine learning algorithms, we generated as many pseudo-absence points as our species distribution records, whereas for models based on regression algorithms we used 10,000 pseudo-absence points (Barbet-Massin, Jiguet, Albert, & Thuiller, 2012). In both cases, we produced ten replicates of pseudo-absence data by randomly selecting points outside a 0.025 quantile surface range envelope model based on the *M. atticolus* presence data. We used 75% of the species presence data to fit models and 25% to assess model accuracy, repeating this process 10 times. To evaluate model accuracy, we used the true skill statistic (TSS) (Allouche et al., 2006).

Ecophysiological models

Thermal performance

We produced a thermal performance curve (TPC, Fig. S5) (Huey & Stevenson, 1979) using a generalized additive mixed model (GAMM) (Wood, 2017). The model had maximum running speed as the response variable, body temperature (smooth term based

on cubic regression spline) and snout-vent length (covariate) as fixed effects, and individual (lizard's identification) as a random effect. We used the model to produce thermal performance rasters from the environmental temperature rasters (minimum, mean and maximum temperature; BIO1–BIO11). We implemented these procedures with the MAPINGUARI package (Caetano, Santos, & Sinervo, 2017).

Hours of activity (H_{act})

We used the T_{oper} data collected with the aid of PVC models to calculate the number of daytime hours animals were between VT_{min} and VT_{max} , averaged across all microhabitats sampled, which we regarded as H_{act} . Next, we built a nonlinear model based on the logistic function to relate H_{act} (response variable) to T_{env} and used the model to produce a H_{act} raster from the environmental temperature rasters (minimum, mean and maximum temperature; BIO1–BIO11).

Modeling

We analyzed the thermal performance and hours of activity data separately. Firstly, we excluded highly collinear variables using VIFs as described above (section 2.1.1 Environmental data). The following were retained: perf_BIO2, perf_BIO3, perf_BIO5, perf_BIO6, perf_BIO8 and perf_BIO9 (thermal performance rasters); ha_ T_{max} , ha_BIO2, ha_BIO3, ha_BIO4, ha_BIO5, ha_BIO6, ha_BIO7, ha_BIO8, ha_BIO11 (hours of activity rasters). Then, we used the same steps outlined above (section 2.2.1 Environmental models), using the occurrence records of *Micrablepharus atticolus* as the response variable, and the thermal performance and hours of activity rasters as predictor variables, to produce species distribution models based on ecophysiological

information.

Hybrid model

Here we grouped the three sets of predictor variables used to build the environment, thermal performance and hours of activity models. The following were retained, after removal of highly collinear variables using VIFs (section 2.1.1 Environmental data):

BIO2, BIO13, BIO14, BIO15, BIO18, BIO19, perf_BIO5, perf_BIO9, ha_T_{max}, ha_BIO2, ha_BIO3, ha_BIO4, ha_BIO6, ha_BIO7, ha_BIO8 and ha_BIO11. Next, we used the same steps outlined above (section 2.2.1 Environmental models) to produce hybrid species distribution models.

Model comparison and evaluation

Using the BIOMOD2 package (Thuiller et al., 2019), we obtained TSS values for each combination of four models (environmental, thermal performance, hours of activity and hybrid), eleven algorithms (GBM, CTA, RF, GLM, GAM, ANN, SRE, FDA, MARS, MAXENT.Phillips and MAXENT.Tsuruoka), ten pseudo-absence data replications, and ten runs of randomly partitioning the species occurrence data into training (75%) and testing (25%) datasets. Next, we compared model accuracy using a generalized linear mixed model (GLMM) with the LMER4 package (Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2015). In this model, we regarded TSS as the response variable, and algorithm, pseudo-absence data replication and run as nested random factors. We used the best linear unbiased predictions (BLUP) to compare the effects of the four modelling strategies on model accuracy (Henderson, 1975; X. Q. Liu, Rong, & Liu, 2008).

Model predictions and projections

To decrease uncertainty associated with choices made for each model (Buisson et al., 2010), we built ensemble predictions by selecting environmental and ecophysiological models with TSS value ≥ 0.8 and weighing each model's contribution to the ensemble by its TSS score, using the BIOMOD2 package (Thuiller et al., 2019). Using the original *Micrablepharus atticolus* occurrence data and model predictions, we then calculated the optimal threshold and transformed each model's prediction into a presence-absence raster, with the maxSSS method (C. Liu, Newell, & White, 2016) of the BIOMOD2 package (Thuiller et al., 2019). PRESENCEABSENCE package (Freeman & Moisen, 2008). We used this data was used and consequent projection evaluation metrics (confusion matrix, sensitivity and specificity). Next, we calculated the total area of environmental suitability for *M. atticolus* for the present and each future scenario, by multiplying the number of presence cells by the corresponding cell size. With this data, we calculated the difference between present and future projections, assessing changes of environmental suitability under 72 different scenarios—12 GCMs x 3 RCPs x 2 years (2050, 2070)—for each model. For future projections, we considered three scenarios for the year 2050: (1) no deforestation (original extension of the Cerrado), (2) if the Brazilian Forest Code (Soares-Filho et al., 2014) is put in practice and (3) “business as usual”, i.e., without the Brazilian Forest Code.

RESULTS

Overall, ecophysiological models were more accurate (higher TSS values) than environmental or hybrid models and the GLMM indicated this difference was significant (Fig. 1). The ensemble performance model predicted an environmental suitability area of 1,657,000 km² for *Micrablepharus atticolus* in the Cerrado, whereas

the ensemble environmental model predicted an area of 1,048,866 km² (Fig. 2). Only considering Cerrado remnants in 2010 resulted in an overall decrease of approximately 50% in the areas of environmental suitability: 884,256 km² for the ensemble performance model and 496,558 km² for the ensemble environmental model. Predicted areas of environmental suitability were consistently larger for the performance model (36,7% larger for the entire Cerrado and 43,9% larger only for Cerrado remnants in 2010).

The combination of GCMs, RCPs, years and models resulted in 144 future projections of environmental suitability areas for *Micrablepharus atticolus* (Supporting Information Figs. S1-S4), with nearly 100% of projections showing loss of environmental suitability area (Supporting Information Tables S1-S4). Projections based on the ensemble performance model resulted in higher extinction risk for *M. atticolus* in all three scenarios (no deforestation, Brazilian Forest Code, business as usual), and in the no deforestation scenario this difference reached approximately 60% (Fig. 3). Our results indicate that, regardless of the scenario, environmental suitability areas for *M. atticolus* will likely undergo a severe reduction in the near future.

The result of projections for the twelve GCMs, showed great variation in extinction risk, with percent loss varying between 71.4% and 3.4% in relation to the current area and Cr model (For 2070 in the scenario “ND”, Table S4). Regarding the RCPs, under a more optimistic prediction (RCP 2.6), the highest extinction risk was of 97.0% for Pf model (2070 – BAU, Table S2) and 89,5% (2070 – BAU, Table S4) for Cr. For the intermediary prediction (RCP 4.5), the highest value was 97.8% for Pf and 91.5% for Cr (both 2070 – BAU, Tables S2 and S4). Under more pessimistic modeling (RCP 8.5), extinction risk would reach 98.5% in Pf and 91.1% in Cr (both 2070 – BAU,

Tables S2 and S4). Thus, it is clear the need to use the largest number of models available to minimize the bias inherent to each GCM and RCP.

The predicted loss of climate suitability areas based on the ensemble performance model was concentrated mainly in the northern, southern and central regions of the Cerrado (Fig. 4). For the Cr model the loss was regularly distributed throughout the biome (Fig. 4). In relation to the three deforestation scenarios (ND, BFC and BAU), the Pf model presented mean area loss of ca. 1,522,000 km², 1,604,000 km² and 1,619,000 km² (ND, BFC and BAU respectively), while for the Cr model the averages loss was ca. 343,718 km², 907,255 km² and 952,422 km² (ND, BFC and BAU respectively).

DISCUSSION

The modelling applied in this study has focused on the direct impacts of climate change on *M. atticolus* thermal physiology and predicts the location of climatically suitable habitats. The analysis of the performance data indicated a drastic decrease of 34 degrees in this parameter (Fig. S5), this reveals that these lizards are very sensitive to high temperatures. However, the lizards have strategies to avoid overheating, one of the primary mechanisms by which lizards can thermoregulate is modifying their activity period (Huey, Pianka, & Hoffman, 1977). An increase in hours of restriction (Hr) would mean individuals of *M. atticolus* spend longer periods in refuges, and therefore, the net energy gain would become insufficient for growth, survival or reproduction (Vicenzi, Corbalán, Miles, Sinervo, & Ibargüengoytía, 2017). In this way we can conclude that *M. atticolus* is vulnerable to climate change, but the incorporation of these parameters into climatic adequacy models are scarce, which makes it difficult to apply this logic.

We found that the predictive accuracy of species distribution models can be significantly improved by the incorporation of eco-physiological data. Previous studies that used lizard body temperatures already indicated an improvement in predictive accuracy (Barry Sinervo et al., 2010), and the refinement of these parameters show that this is a good way to increase model realism. The results corroborate the concept that more complex models can improve predictions of areas of climate suitability and extinction risk (Fordham et al., 2018), but this complexity can occur in several paths and, in the case of this study, the improvement of predictive power was given by insertion of ecophysiological predictors (performance and hours of activity) within the same model. The combination of environmental and ecophysiological predictors was not effective as suggested by other studies (Ceia-Hasse et al., 2014), as the combined model had the lowest accuracy.

Using better models, we can more accurately predict the future extinction risk of the species analyzed. To *M. atticolus* this risk is worrisome, since it is predicted to lose more than 90% of its area of environmental suitability in some scenarios. In our analysis, besides eliminating the main causes of uncertainties associated with modeling by incorporating many GCMs (Buisson et al., 2010), we assessed which iteration of environmental, ecophysiological or a combination of both generated the best predictions which gave us greater confidence in the results. The use of land use masks with the deforestation pattern for the future adds further realism to the predictions. Models that do not incorporate this parameter can erroneously predict a lower risk of extinction considering the adequacy in deforested areas. Our predictions show a loss of suitable climatic conditions mostly in the northern, southern and central portion of the species' current distribution in the Cerrado (Fig. 6), reducing the area drastically by 2050 and even further by 2070, suggesting the extirpation of many of current populations.

Despite the difficulties in obtaining ecophysiological data, a sampling of only four localities was enough to produce a better model than the approach using only environmental data. So, an earlier cost-benefit analysis must be made before deciding which model to adopt. Models that consider the characteristics of the species have the disadvantage of not being able to project the adequacy (Willis et al., 2015). In this work we can make these projections and thus increase the applicability of these models to conservation planning. However, it is necessary to apply these models to other animal species and communities to prove their efficacy.

The main advantage of our modelling approach is the incorporation of biotic factors, which avoids misleading results that omit important sources of variation (Leach, Montgomery, & Reid, 2016). The improvement in data and analysis has some effect, but it is important to recognize the limitations of any model mainly because it is difficult to incorporate all the predictors and responses that influence the occurrence of the species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank all members of the GRC lab that assisted with field work and data collection. GRC thanks Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF) and the USAID's PEER program under cooperative agreement AID-OAA-A-11-00012 for financial support. VHGLC thanks CNPq for a doctorate fellowship and Instituto Federal do Piauí for support. We thank Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Jardim Botânico de Brasília, Parque Municipal do Bacaba, Universidade de Brasília, Universidade Federal do Tocantins and

Universidade Estadual do Mato Grosso for invaluable logistic support for data collection. BS was supported by a Pesquisador Visitante Especial (PVE) grant from CNPq. BS and DBM were supported by NSF EF-1241848.

REFERENCES

- Aguiar, L. M. S., Bernard, E., Ribeiro, V., Machado, R. B., & Jones, G. (2016). Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical savannah bats. *Global Ecology and Conservation*, 5, 22-33. doi:10.1016/j.gecco.2015.11.011
- 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. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Araújo, M. B., & Pearson, R. G. (2005). Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28(5), 693-695. doi:10.1111/j.2005.0906-7590.04253.x
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 327-338. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., . . . Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51-57. doi:10.1038/nature09678
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Beaumont, L. J., Graham, E., Duursma, D. E., Wilson, P. D., Cabrelli, A., Baumgartner, J. B., . . . VanDerWal, J. (2016). Which species distribution models are more (or less) likely to project broad-scale, climate-induced shifts in species ranges? *Ecological Modelling*, 342, 135-146. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.10.004
- Beebee, T. J. C., & Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125(3), 271-285. doi:10.1016/j.biocon.2005.04.009
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett*, 15(4), 365-377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Beuchle, R., Grecchi, R. C., Shimabukuro, Y. E., Seliger, R., Eva, H. D., Sano, E., & Achard, F. (2015). Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography*, 58, 116-127. doi:10.1016/j.apgeog.2015.01.017
- Buckley, L. B., Waaser, S. A., MacLean, H. J., & Fox, R. (2011). Does including physiology improve species distribution model predictions of responses to recent climate change? *Ecology*, 92(12), 2214-2221. doi:10.1890/11-0066.1
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., & Grenouillet, G. (2010). Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*, 16(4), 1145-1157. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x
- Caetano, G., Santos, J., & Sinervo, B. (2017). Mapinguari: Tools for process-based biogeographical analysis. R package version 0.0.1. <http://github.com/gabrielhoc/Mapinguari>.

- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., . . . Wiens, J. J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proc Biol Sci*, *280*(1750), 20121890. doi:10.1098/rspb.2012.1890
- Caldwell, A. J., While, G. M., Beeton, N. J., & Wapstra, E. (2015). Potential for thermal tolerance to mediate climate change effects on three members of a cool temperate lizard genus, *Niveoscincus*. *J Therm Biol*, *52*, 14-23. doi:10.1016/j.jtherbio.2015.05.002
- Câmara, G., Soterroni, A., Ramos, F., Carvalho, A., Andrade, P., Souza, R. C., . . . Bocqueho, G. (2015). *Modelling Land Use Change in Brazil: 2000–2050* (1 ed.). São José dos Campos, Brasília, Laxenburg, Cambridge: INPE,IPEA,IIASA,UNEP-WCMC.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., Garcia, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, *1*(5), e1400253. doi:10.1126/sciadv.1400253
- Ceia-Hasse, A., Sinervo, B., Vicente, L., & Pereira, H. M. (2014). Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, *37*(7), 679-688. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x
- Chevin, L. M., Collins, S., & Lefevre, F. (2013). Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Functional Ecology*, *27*(4), 966-979. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02043.x
- Clusella-Trullas, S., & Chown, S. L. (2011). Comment on "Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches".pdf>. *Science*, *332*(6029), 537.
- Connolly, S. R., Keith, S. A., Colwell, R. K., & Rahbek, C. (2017). Process, mechanism, and modeling in macroecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *32*(11), 835-844. doi:10.1016/j.tree.2017.08.011
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B., & Wood, S. (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, *391*(6669), 783-786. doi:10.1038/35842
- de Marco, P., & Nobrega, C. C. (2018). Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *Plos One*, *13*(9), 25. doi:10.1371/journal.pone.0202403
- Diniz, J. A. F., Bini, L. M., Rangel, T. F., Loyola, R. D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M. B. (2009). Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, *32*(6), 897-906. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x
- Diniz-Filho, J. A. F., de Oliveira, G., Bini, L. M., Loyola, R. D., Nabout, J. C., & Rangel, T. (2009). Conservation biogeography and climate change in the Brazilian Cerrado. *Natureza & Conservacao*, *7*(2), 100-112.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., . . . Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, *36*(1), 27-46. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
- Dormann, C. F., Schymanski, S. J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., . . . Singer, A. (2012). Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, *39*(12), 2119-2131. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(4), 330-342. doi:DOI 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.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*, 677-697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Fei, T., Skidmore, A. K., Venus, V., Wang, T., Schlerf, M., Toxopeus, B., . . . Liu, Y. (2012). A body temperature model for lizards as estimated from the thermal environment. *Journal of Thermal Biology*, *37*(1), 56-64. doi:10.1016/j.jtherbio.2011.10.013

- Fordham, D. A., Bertelsmeier, C., Brook, B. W., Early, R., Neto, D., Brown, S. C., . . . Araujo, M. B. (2018). How complex should models be? Comparing correlative and mechanistic range dynamics models. *Global Change Biology*, 24(3), 1357-1370.
- Freeman, E. A., & Moisen, G. (2008). PresenceAbsence: An R package for presence-absence model analysis. *Journal of Statistical Software*, 23(11), 1-31.
- Gadsden, H., Ballesteros-Barrera, C., Hinojosa de la Garza, O., Castañeda, G., García-De la Peña, C., & Lemos-Espinal, J. A. (2012). Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 83, 1-9. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.03.014
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gunderson, A. R., & Leal, M. (2012). Geographic variation in vulnerability to climate warming in a tropical Caribbean lizard. *Functional Ecology*, 26(4), 783-793. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.01987.x
- Harte, J., Ostling, A., Green, J. L., & Kinzig, A. (2004). Biodiversity conservation - Climate change and extinction risk. *Nature*, 430(6995), 1. doi:10.1038/nature02718
- Henderson, C. R. (1975). Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, 31(2), 423-447. doi:10.2307/2529430
- Hijmans, R. J. (2019). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.8-19. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- 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(15), 1965-1978. doi:10.1002/joc.1276
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2017). dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., & Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 367(1596), 1665-1679. doi:10.1098/rstb.2012.0005
- Huey, R. B., Pianka, E. R., & Hoffman, J. A. (1977). Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, 58(5), 1066-1075. doi:10.2307/1936926
- Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: Discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357-366.
- ICMBio. (2014). Listas das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção. Retrieved 20/04/2016 <http://www.icmbio.gov.br/portal/faunabrasileira/lista-de-especies>
- IPCC. (2013). *Intergovernmental Panel on Climate Change: Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections*. Retrieved from Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA:
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects*. Retrieved from Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA:
- IUCN. (2015). The IUCN red list of threat species. Retrieved 03.04.2016, from 2015-4
- Kearney, M., & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4), 334-350. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kubisch, E. L., Corbalán, V., Ibargüengoytía, N. R., & Sinervo, B. (2016). Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94(1), 49-59. doi:10.1139/cjz-2015-0024

- Lawson, C. R., Vindenes, Y., Bailey, L., & van de Pol, M. (2015). Environmental variation and population responses to global change. *Ecol Lett*, *18*(7), 724-736. doi:10.1111/ele.12437
- Leach, K., Montgomery, W. I., & Reid, N. (2016). Modelling the influence of biotic factors on species distribution patterns. *Ecological Modelling*, *337*, 96-106. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.06.008
- Leroux, S. J., Larrivee, M., Boucher-Lalonde, V., Hurford, A., Zuloaga, J., Kerr, J. T., & Lutscher, F. (2013). Mechanistic models for the spatial spread of species under climate change. *Ecological Applications*, *23*(4), 815-828. doi:10.1890/12-1407.1
- Liu, C., Newell, G., & White, M. (2016). On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and Evolution*, *6*(1), 337-348. doi:10.1002/ece3.1878
- Liu, C. R., 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
- Liu, X. Q., Rong, J. Y., & Liu, X. Y. (2008). Best linear unbiased prediction for linear combinations in general mixed linear models. *Journal of Multivariate Analysis*, *99*(8), 1503-1517. doi:10.1016/j.jmva.2008.01.004
- Logan, M. L., Huynh, R. K., Precious, R. A., & Calsbeek, R. G. (2013). The impact of climate change measured at relevant spatial scales: new hope for tropical lizards. *Global Change Biology*, *19*(10), 3093-3102. doi:10.1111/gcb.12253
- Lurgi, M., Brook, B. W., Saltre, F., & Fordham, D. A. (2015). Modelling range dynamics under global change: Which framework and why? *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(3), 247-256. doi:10.1111/2041-210x.12315
- Martínez, B., Arenas, F., Trilla, A., Viejo, R. M., & Carreno, F. (2015). Combining physiological threshold knowledge to species distribution models is key to improving forecasts of the future niche for macroalgae. *Global Change Biology*, *21*(4), 1422-1433. doi:10.1111/gcb.12655
- Medina, M., Scolaro, A., Mendez-De la Cruz, F., Sinervo, B., Miles, D. B., & Ibaragueoytia, N. (2012). Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology*, *37*(8), 579-586. doi:10.1016/j.jtherbio.2012.06.006
- Menke, S. B., Holway, D. A., Fisher, R. N., & Jetz, W. (2009). Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology and Biogeography*, *18*(1), 50-63. doi:10.1111/j.1466-8238.2008.00420.x
- Miles, D. B. (2004). The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*, *6*, 63-75.
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., da Fonseca, G. A. B., & Olivieri, S. (1998). Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, *12*(3), 516-520.
- Morin, X., & Thuiller, W. (2009). Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology*, *90*(5), 1301-1313. doi:10.1890/08-0134.1
- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., . . . Cadotte, M. (2015). Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology*, *52*(5), 1293-1310. doi:10.1111/1365-2664.12482
- Munguia, M., Rahbek, C., Rangel, T. F., Diniz, J. A. F., & Araujo, M. B. (2012). Equilibrium of global amphibian species distributions with climate. *Plos One*, *7*(4), 9. doi:10.1371/journal.pone.0034420
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*(6772), 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*, 191-203. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x
- Nowakowski, A. J., Watling, J. I., Thompson, M. E., Bruschi, G. A., Catenazzi, A., Whitfield, S. M., . . . Todd, B. D. (2018). Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecology Letters*, *21*(3), 345-355. doi:10.1111/ele.12901
- Oliveira, P. S., & Marquis, R. J. (2002). *The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press.
- Oliveira, U., Soares, B. S., Paglia, A. P., Brescovit, A. D., de Carvalho, C. J. B., Silva, D. P., . . . Santos, A. J. (2017). Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. *Scientific Reports*, *7*, 9. doi:10.1038/s41598-017-08707-2
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, *37*, 637-669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarres, J. F., . . . Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, *330*(6010), 1496-1501. doi:10.1126/science.1196624
- Pianka, E. R., & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press.
- Qiao, H., Soberón, J., Peterson, A. T., & Kriticos, D. (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(10), 1126-1136. doi:10.1111/2041-210x.12397
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. Retrieved from URL <https://www.R-project.org/>
- Randin, C. F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Zappa, M., & Guisan, A. (2006). Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, *33*(10), 1689-1703. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01466.x
- Rodda, G. H., Jarnevich, C. S., & Reed, R. N. (2011). Challenges in identifying sites climatically matched to the native ranges of animal invaders. *Plos One*, *6*(2), 18. doi:10.1371/journal.pone.0014670
- Rodríguez, L., Garcia, J. J., Carreno, F., & Martinez, B. (2019). Integration of physiological knowledge into hybrid species distribution modelling to improve forecast of distributional shifts of tropical corals. *Diversity and Distributions*, *25*(5), 715-728. doi:10.1111/ddi.12883
- Ruddiman, W. F. (2013). The Anthropocene. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *41*, 45-68. doi:10.1146/annurev-earth-050212-123944
- Selwood, K. E., McGeoch, M. A., & Mac Nally, R. (2014). The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biol Rev Camb Philos Soc*. doi:10.1111/brv.12136
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M. V.-S., . . . Jr., J. W. S. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, *328*, 894-899.
- Sinervo, B., Mendez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., . . . Sites, J. W., Jr. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, *328*(5980), 894-899. doi:10.1126/science.1184695
- Soares-Filho, B., Rajão, R., Macedo, M., Carneiro, A. D. O., Costa, W., Coe, M., . . . Alencar, A. (2014). Cracking Brazil's Forest Code. *Science*, *344*, 363-364.
- Sousa, H. C., Costa, B. M., Morais, C. J. S., Pantoja, D. L., de Queiroz, T. A., Vieira, C. R., & Colli, G. R. (2016). Blue tales of a blue-tailed lizard: ecological correlates of tail autotomy in

- Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a Neotropical savannah. *Journal of Zoology*, 299(3), 202-212. doi:10.1111/jzo.12335
- Sousa, H. C., Soares, A. H. B., Costa, B. M., Pantoja, D. L., Caetano, G. H., Queiroz, T. A., & Colli, G. R. (2015). Fire regimes and the demography of the lizard *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a biodiversity hotspot. *South American Journal of Herpetology*, 10(3), 143-156.
- Steffen, W., Rockstrom, J., Richardson, K., Lenton, T. M., Folke, C., Liverman, D., . . . Schellnhuber, H. J. (2018). Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(33), 8252-8259. doi:10.1073/pnas.1810141115
- Strassburg, B. B. N., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., . . . Balmford, A. (2017). Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 0099. doi:10.1038/s41559-017-0099
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., . . . Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 9(3-4), 137-152. doi:10.1016/j.ppees.2007.09.004
- Thuiller, W., Georges, D., R. Engler, & Breiner, F. (2019). biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling. R package version 3.3-7.1. <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2>.
- Tomolo, S., & Ward, D. (2018). Species migrations and range shifts: A synthesis of causes and consequences. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 33, 62-77. doi:10.1016/j.ppees.2018.06.001
- Urban, M. C., Bocedi, G., Hendry, A. P., Mihoub, J. B., Pe'er, G., Singer, A., . . . Travis, J. M. J. (2016). Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, 353(6304). doi:10.1126/science.aad8466
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araujo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzon, M., . . . Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351-1364. doi:10.1111/ele.12348
- Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R., & Fernández-González, F. (2014). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, no-no. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x
- Vasconcelos, T. D. (2014). Tracking climatically suitable areas for an endemic Cerrado snake under climate change. *Natureza & Conservacao*, 12(1), 47-52. doi:10.4322/natcon.2014.009
- Vicenzi, N., Corbalán, V., Miles, D., Sinervo, B., & Ibagüengoytía, N. (2017). Range increment or range detriment? Predicting potential changes in distribution caused by climate change for the endemic high-Andean lizard *Phymaturus palluma*. *Biological Conservation*, 206, 151-160. doi:10.1016/j.biocon.2016.12.030
- Vieira, G. H. C., Mesquita, D. O., Péres, A. K., Jr., Kitayama, K., & Colli, G. R. (2000). *Micrablepharus atticolus* (NCN). Natural History. *Herpetological Review*, 31(4), 241-242.
- Watling, J. I., Brandt, L. A., Bucklin, D. N., Fujisaki, I., Mazzotti, F. J., Romanach, S. S., & Speroterr, C. (2015). Performance metrics and variance partitioning reveal sources of uncertainty in species distribution models. *Ecological Modelling*, 309, 48-59. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.03.017
- Willis, S. G., Foden, W., Baker, D. J., Belle, E., Burgess, N. D., Carr, J. A., . . . Butchart, S. H. M. (2015). Integrating climate change vulnerability assessments from species distribution models and trait-based approaches. *Biological Conservation*, 190, 167-178. doi:10.1016/j.biocon.2015.05.001

Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition)*. Boca Raton, FL: CRC Press, Taylor & Francis Group.

FIGURES AND TABLES

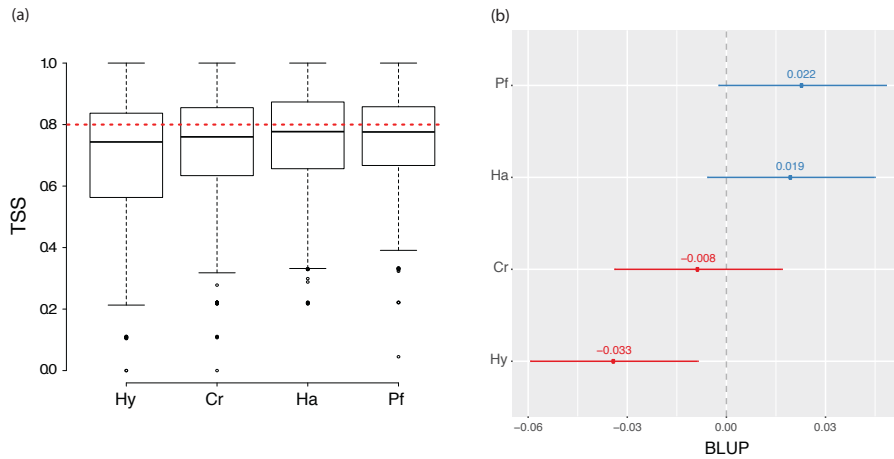


Figure 1. Accuracy of four environmental suitability approaches for the lizard *Micrablepharus atticolus* (Hy: hybrid, Cr: correlative, Ha: hours of activity and Pf: thermal performance). (a) TSS (true skill statistic) values resulting from the combination of eleven algorithms, ten replications and ten runs, totaling 1100 values per approach. Horizontal dashed red line indicates the minimum TSS value (0.8) of models combined in the ensemble model. (b) The best linear unbiased prediction (BLUP) values base a generalized linear mixed model (GLMM) for the four approaches.

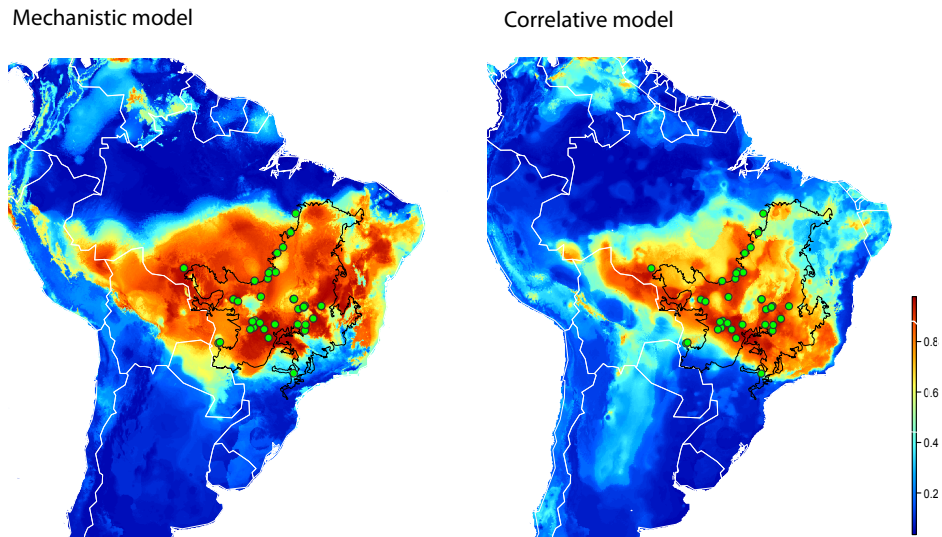


Figure 2. Current projections of environmental suitability for the ecophysiological thermal performance (left) and environmental (right) models for *Micrablepharus atticolus* to South America. The color scale means the probability of occurrence and the green dots represent the current occurrence records of the species. The black line delimits the original extension of the Cerrado biome, and the white line delimits the countries that compose the region of projection.

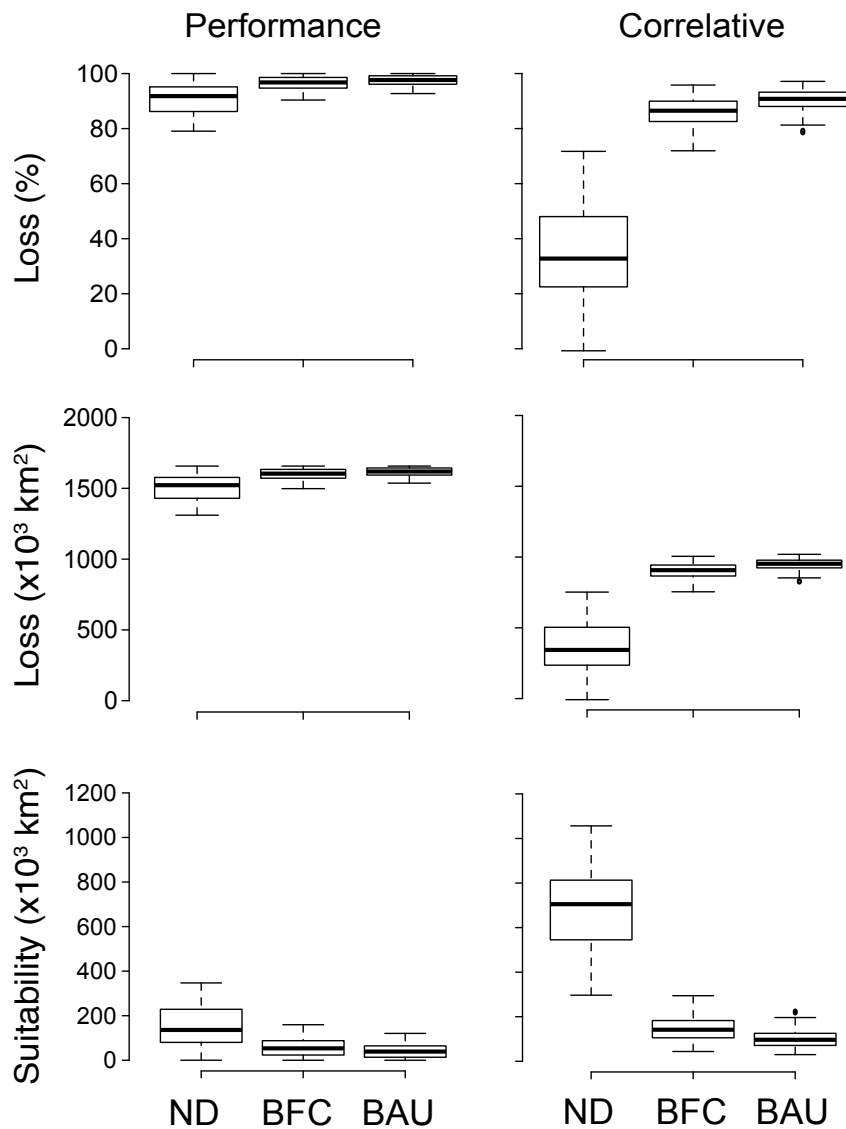


Figure 3. Area of total environmental suitability (km²), loss (km²) and loss in percentage in relation to current projections for the performance and correlative approaches, considering the three deforestation scenarios (no deforestation (original extension of the Cerrado): ND, if the Brazilian Forest Code is put in practice: BFC and “business as usual”, i.e., without the Brazilian Forest Code: BAU). The values

represented in boxplots were extracted from the 72 projections produced for each approach combination of 12 GCMs x 3 RCPs x 2 years (2050, 2070).

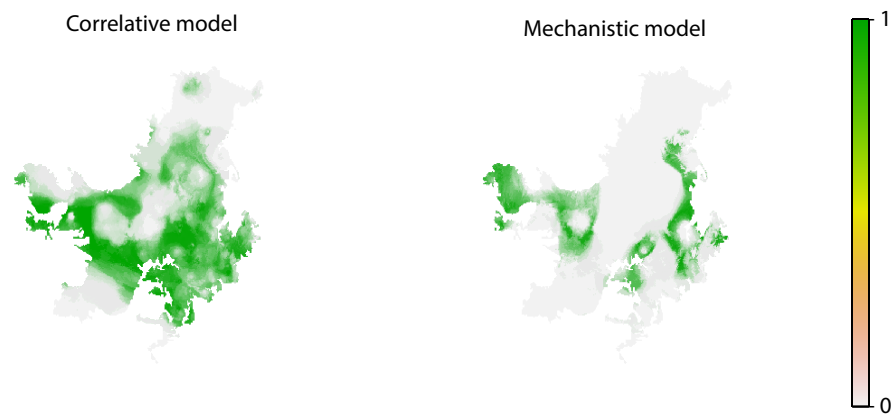


Figure 4. Area of environmental suitability for the future in the performance (left) and correlative (right) approaches, considering all 144 projections (72 for each) only for the Cerrado biome. the maps were constructed from the overlapping of binary projections, where the green areas represent presence and the gray absence.

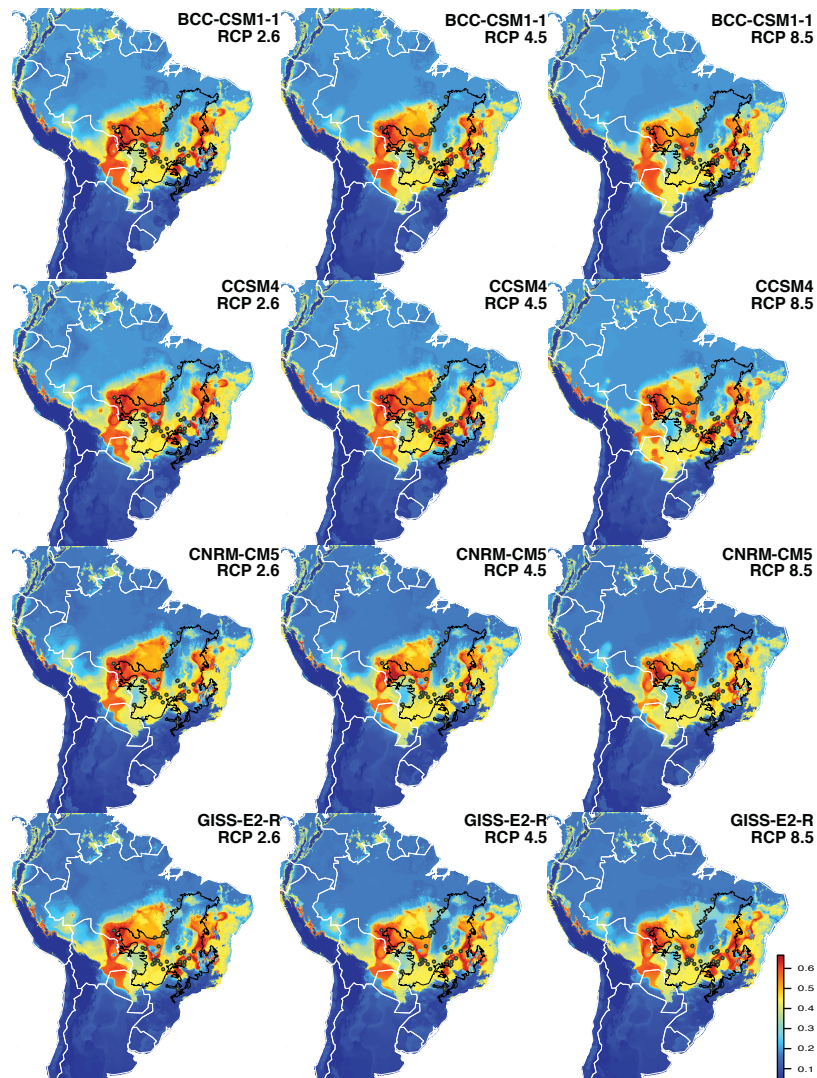


Figure S1. Future projections of environmental suitability for the ecophysiological thermal performance models for *Micrablepharus atticolus* to South America. The thirty-six projections are for the year 2050, twelve GCMs and three RCPs. The color scale means the probability of occurrence and the green dots represent the current occurrence records of the species. The black line delimits the original extension of the

Cerrado biome and the white line delimits the countries that compose the region of projection.

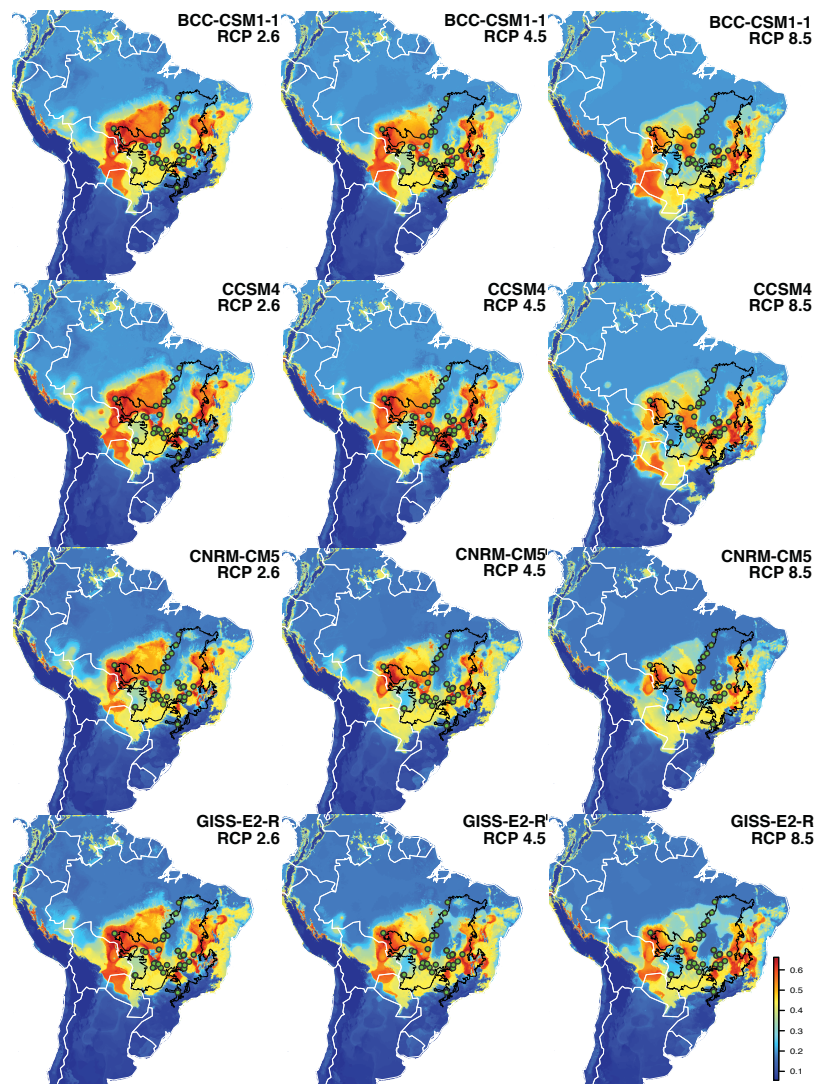


Figure S2. Future projections of environmental suitability for the ecophysiological

thermal performance models for *Micrablepharus atticolus* to South America. The thirty-six projections are for the year 2070, twelve GCMs and three RCPs. The color scale means the probability of occurrence and the green dots represent the current occurrence records of the species. The black line delimits the original extension of the Cerrado biome and the white line delimits the countries that compose the region of projection.

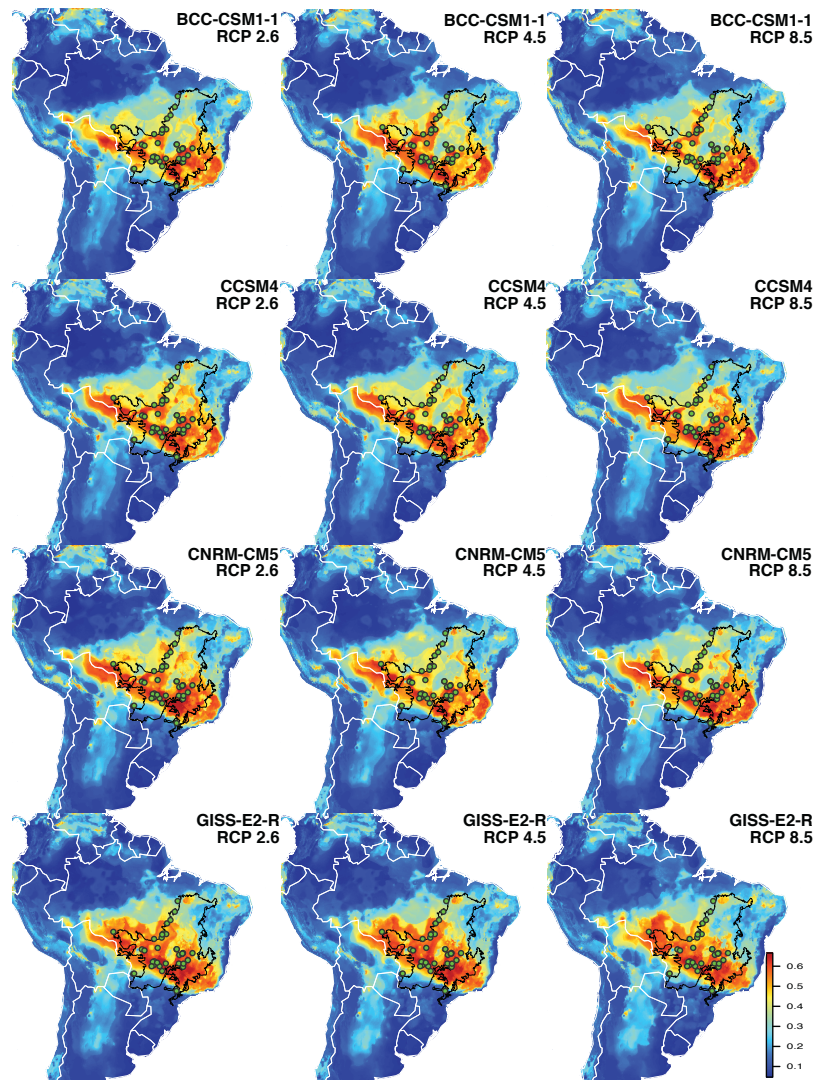


Figure S3. Future projections of environmental suitability for the correlative models for *Micrablepharus atticolus* to South America. The thirty-six projections are for the year 2050, twelve GCMs and three RCPs. The color scale means the probability of occurrence and the green dots represent the current occurrence records of the species. The black line delimits the original extension of the Cerrado biome and the white line

delimits the countries that compose the region of projection.

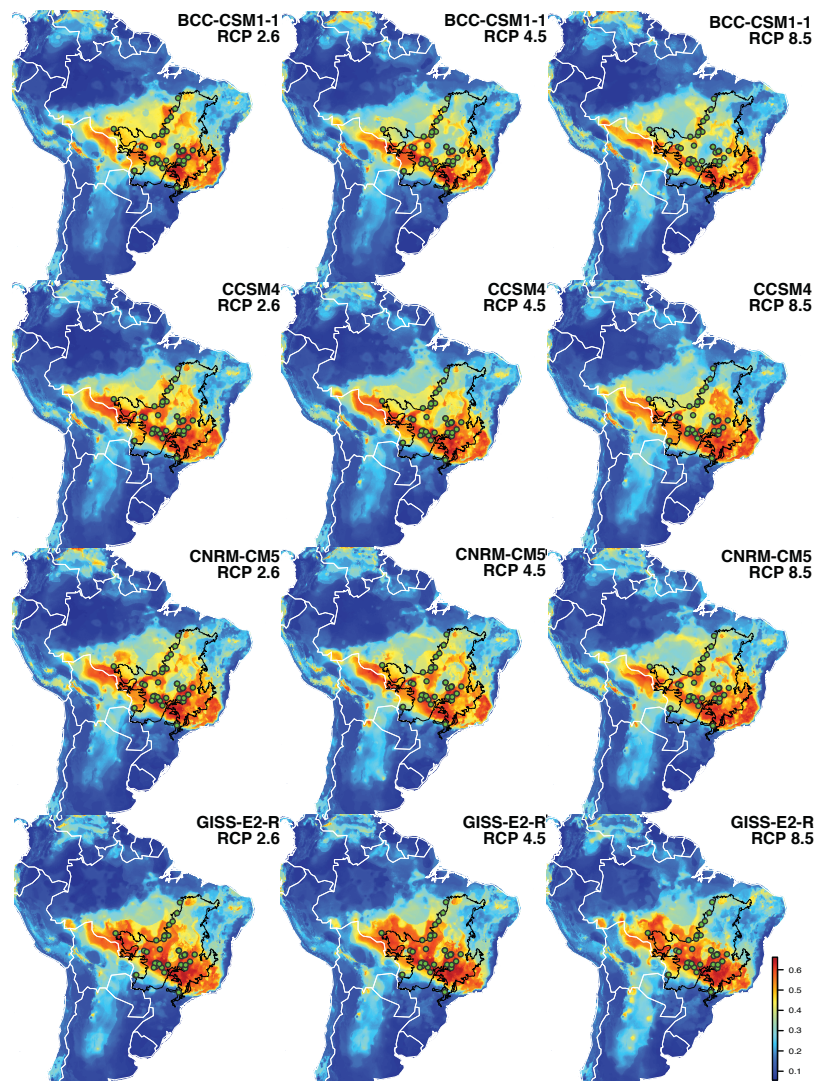


Figure S4. Future projections of environmental suitability for the correlative models for *Micrablepharus atticolus* to South America. The thirty-six projections are for the year

2070, twelve GCMs and three RCPs. The color scale means the probability of occurrence and the green dots represent the current occurrence records of the species. The black line delimits the original extension of the Cerrado biome, and the white line delimits the countries that compose the region of projection.

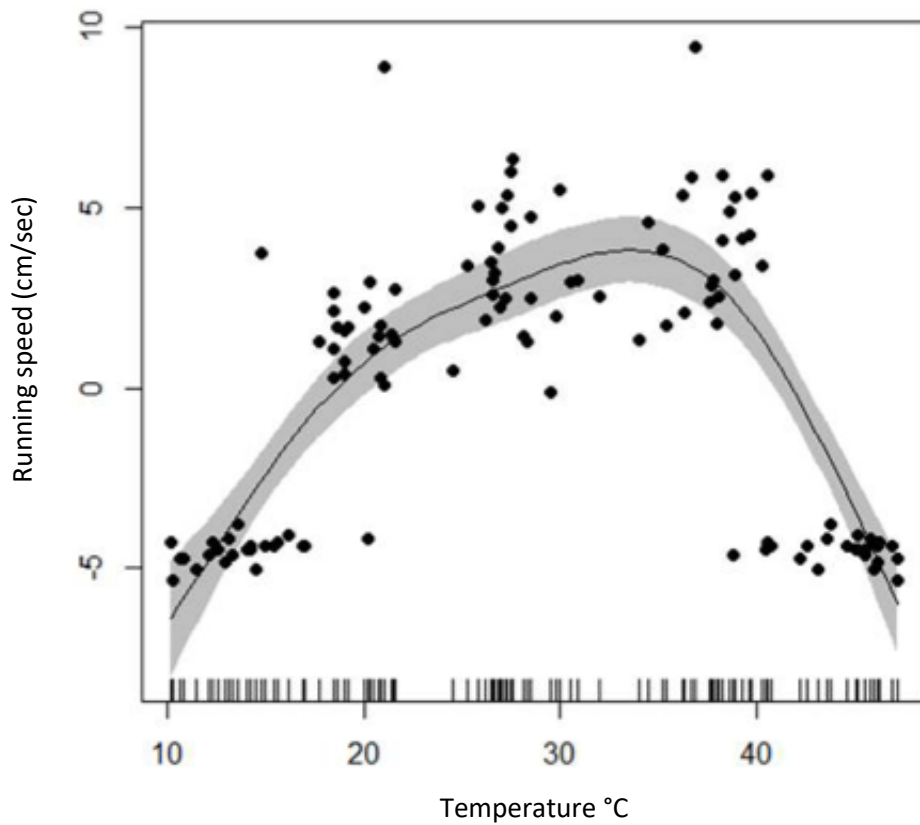


Figure S5. Thermal performance curve for *M. atticolus*, modeled by GAMM, with 95% prediction intervals. Model based on 90 individuals (black dots). Critical thermal minimum and maximum occur where the curve crosses under zero.

Table S1. Projected area of climate suitability and loss for the year 2050 in the Performance model, in relation to current area of climate suitability (1,657,000 km²) for the lizard *Micrablepharus atticolus*, according to different global circulation models (GCMs) and representative concentration pathways (RCPs). Values represent total area of climate suitability (x1,000 km²), and total (x1,000 km²) and percentage area lost in relation to current area of climate suitability considering three deforestation scenarios: no deforestation (ND), Brazilian Forest Code (BFC) and business as usual (BAU) (km² x 1000).

GCM	RCP	ND			BFC			BAU		
		Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%
HadGEM2-AO (HD)	8.5	67.2	1590.2	95.95	13.7	1643.7	99.17	6.5	1650.9	99.61
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	82.1	1575.3	95.05	16.7	1640.6	98.99	6.7	1650.7	99.59
MIROC-ESM (MR)	2.6	78.2	1579.2	95.28	23.1	1634.3	98.61	12.0	1645.4	99.28
HadGEM2-AO (HD)	2.6	138.2	1519.2	91.66	26.6	1630.8	98.39	12.1	1645.3	99.27
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	41.7	1615.7	97.48	22.8	1634.6	98.62	12.6	1644.8	99.24
MIROC-ESM (MR)	8.5	57.9	1599.5	96.51	22.5	1634.9	98.64	13.2	1644.2	99.20
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	69.5	1587.9	95.81	23.4	1634.0	98.59	13.3	1644.1	99.20
MIROC-ESM (MR)	2.6	85.2	1572.2	94.86	29.7	1627.7	98.21	13.8	1643.6	99.17
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	73.8	1583.6	95.55	33.0	1624.4	98.01	18.2	1639.2	98.90
HadGEM2-AO (HD)	8.5	58.4	1599.0	96.48	23.4	1634.0	98.59	20.1	1637.3	98.79
BCC-CSM1-1 (BC)	8.5	114.0	1545.4	93.13	33.9	1625.5	97.96	28.2	1631.1	98.30
GISS-E2-R (GS)	8.5	131.1	1526.3	92.09	47.2	1610.1	97.15	30.1	1627.3	98.19
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	82.3	1575.0	95.03	50.0	1607.4	96.98	35.3	1622.1	97.87
CNRM-CM5 (CN)	4.5	103.2	1554.2	93.78	50.7	1606.7	96.94	36.7	1620.7	97.79
GISS-E2-R (GS)	8.5	144.7	1512.6	91.27	55.8	1601.6	96.64	38.5	1618.9	97.68
GISS-E2-R (GS)	8.5	151.7	1505.7	90.85	56.1	1601.3	96.61	38.5	1618.9	97.68
IPSL-CM5A-LR (IP)	2.6	133.8	1523.6	91.93	44.4	1613.0	97.32	39.4	1618.0	97.62
CNRM-CM5 (CN)	2.6	117.8	1539.6	92.89	58.5	1598.9	96.47	44.3	1613.1	97.33
MIROC5 (MC)	8.5	244.7	1412.7	85.23	69.4	1588.0	95.82	45.6	1611.8	97.25
CCSM4 (CC)	8.5	155.9	1503.4	90.60	60.2	1599.1	96.37	46.6	1612.7	97.19
CNRM-CM5 (CN)	8.5	125.3	1532.1	92.44	66.5	1590.9	95.99	48.6	1608.8	97.07
BCC-CSM1-1 (BC)	4.5	148.8	1510.5	91.03	64.1	1595.3	96.14	49.8	1609.6	97.00
MIROC5 (MC)	8.5	255.7	1401.7	84.57	77.0	1580.4	95.36	51.2	1606.2	96.91
BCC-CSM1-1 (BC)	2.6	189.3	1470.1	88.59	74.7	1584.6	95.50	54.9	1604.5	96.69

Table S2. Projected area of climate suitability and loss for the year 2070 in the Performance model, in relation to current area of climate suitability (1,657,000 km²) for the lizard *Micrablepharus atticolus*, according to different global circulation models (GCMs) and representative concentration pathways (RCPs). Values represent total area of climate suitability (x1,000 km²), and total (x1,000 km²) and percentage area lost in relation to current area of climate suitability considering three deforestation scenarios: no deforestation (ND), Brazilian Forest Code (BFC) and business as usual (BAU) (km² x 1000).

GCM	RCP	ND			BFC			BAU		
		Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	0.1	1657.3	100.00	0.0	1657.4	100.00	0.0	1657.4	100.00
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	17.5	1639.9	98.94	2.7	1654.7	99.84	1.1	1656.2	99.93
MIROC-ESM (MR)	8.5	12.2	1645.2	99.26	3.3	1654.1	99.80	1.8	1655.6	99.89
MIROC-ESM (MR)	2.6	35.6	1621.8	97.85	6.4	1651.0	99.61	3.5	1653.9	99.79
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	49.6	1607.7	97.00	7.6	1649.8	99.54	4.0	1653.4	99.76
HadGEM2-AO (HD)	2.6	104.0	1553.4	93.72	15.7	1641.7	99.05	4.1	1653.3	99.75
HadGEM2-AO (HD)	8.5	31.7	1625.7	98.09	10.4	1647.0	99.37	5.0	1652.4	99.70
BCC-CSM1-1 (BC)	8.5	37.3	1622.0	97.75	11.5	1647.9	99.31	6.7	1652.6	99.60
HadGEM2-AO (HD)	8.5	25.5	1631.9	98.46	11.0	1646.4	99.34	7.4	1650.0	99.55
CNRM-CM5 (CN)	4.5	35.5	1621.9	97.86	14.2	1643.2	99.14	9.0	1648.4	99.46
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	69.5	1587.9	95.81	21.3	1636.1	98.72	10.8	1646.6	99.35
CCSM4 (CC)	8.5	86.3	1573.0	94.80	22.1	1637.3	98.67	16.0	1643.4	99.04
GISS-E2-R (GS)	8.5	90.0	1567.4	94.57	31.3	1626.1	98.11	18.2	1639.2	98.90
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	64.7	1592.7	96.10	32.2	1625.2	98.06	21.2	1636.2	98.72
MPI-ESM-LR (MP)	4.5	135.5	1521.9	91.82	36.2	1621.2	97.82	23.0	1634.4	98.61
MIROC5 (MC)	8.5	192.7	1464.7	88.37	37.8	1619.6	97.72	24.2	1633.2	98.54
MIROC-ESM (MR)	2.6	92.8	1564.6	94.40	29.5	1627.9	98.22	25.2	1632.2	98.48
GISS-E2-R (GS)	8.5	125.8	1531.6	92.41	46.3	1611.1	97.21	32.8	1624.6	98.02
MIROC5 (MC)	8.5	243.3	1414.1	85.32	51.5	1605.9	96.89	32.9	1624.5	98.01
IPSL-CM5A-LR (IP)	2.6	101.3	1556.1	93.89	46.0	1611.4	97.23	35.3	1622.1	97.87
BCC-CSM1-1 (BC)	4.5	136.5	1522.9	91.78	51.6	1607.7	96.89	39.9	1619.5	97.60
CNRM-CM5 (CN)	8.5	107.9	1549.5	93.49	56.0	1601.4	96.62	41.3	1616.1	97.51
GISS-E2-R (GS)	8.5	147.1	1510.3	91.12	58.8	1598.6	96.45	41.5	1615.9	97.50
CNRM-CM5 (CN)	2.6	126.8	1530.6	92.35	55.3	1602.1	96.66	42.0	1615.3	97.46

Table S3. Projected area of climate suitability and loss for the year 2050 in the Correlative model, in relation to current area of climate suitability (1,049,000 km²) for the lizard *Micrablepharus atticolus*, according to different global circulation models (GCMs) and representative concentration pathways (RCPs). Values represent total area of climate suitability (x1,000 km²), and total (x1,000 km²) and percentage area lost in relation to current area of climate suitability considering three deforestation scenarios: no deforestation (ND), Brazilian Forest Code (BFC) and business as usual (BAU) (km² x 1000).

GCM	RCP	ND			BFC			BAU		
		Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	443.2	605.6	57.74	67.7	981.2	93.55	46.2	1002.7	95.60
MRI-CGCM3 (MG)	2.6	559.9	489.0	46.62	73.4	975.5	93.00	50.2	998.6	95.21
HadGEM2-AO (HD)	8.5	620.9	427.9	40.80	90.6	958.2	91.36	62.0	986.8	94.08
MIROC-ESM (MR)	2.6	522.6	526.2	50.17	89.5	959.3	91.46	65.6	983.3	93.75
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	656.9	392.0	37.37	95.1	953.8	90.93	68.7	980.2	93.45
MRI-CGCM3 (MG)	2.6	573.0	475.8	45.37	115.9	933.0	88.95	69.4	979.5	93.38
MIROC-ESM (MR)	8.5	506.7	542.2	51.69	92.8	956.0	91.15	71.4	977.4	93.19
BCC-CSM1-1 (BC)	2.6	630.1	418.7	39.92	121.1	927.8	88.46	74.4	974.5	92.91
BCC-CSM1-1 (BC)	8.5	544.0	504.9	48.13	123.2	925.7	88.25	76.0	972.8	92.75
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	494.3	554.5	52.87	116.9	932.0	88.86	81.4	967.4	92.24
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	696.4	352.5	33.61	129.0	919.8	87.70	83.0	965.9	92.09
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	742.0	306.9	29.26	122.3	926.6	88.34	85.3	963.6	91.87
CCSM4 (CC)	4.5	709.4	339.5	32.37	135.3	913.5	87.10	90.3	958.5	91.39
BCC-CSM1-1 (BC)	4.5	674.0	374.8	35.74	151.5	897.4	85.56	91.7	957.2	91.26
CNRM-CM5 (CN)	8.5	647.8	401.0	38.23	139.4	909.4	86.71	92.2	956.7	91.21
HadGEM2-AO (HD)	2.6	735.5	313.4	29.88	131.4	917.5	87.47	94.9	953.9	90.95
MIROC5 (MC)	8.5	729.7	319.2	30.43	133.1	915.7	87.31	96.6	952.3	90.79
MIROC5 (MC)	8.5	780.8	268.1	25.56	147.1	901.8	85.98	102.4	946.5	90.24
NorESM1-M (NO)	4.5	546.2	502.6	47.92	143.8	905.1	86.29	103.3	945.6	90.15
MIROC-ESM (MR)	2.6	723.6	325.2	31.01	135.9	913.0	87.04	104.0	944.8	90.08
MPI-ESM-LR (MP)	4.5	601.3	447.6	42.67	157.0	891.8	85.03	110.0	938.9	89.52
CCSM4 (CC)	8.5	811.1	237.8	22.67	163.1	885.8	84.45	110.9	937.9	89.42
CNRM-CM5 (CN)	4.5	823.9	224.9	21.44	178.4	870.5	82.99	119.5	929.4	88.61
GISS-E2-R (GS)	8.5	881.5	167.4	15.96	175.8	873.0	83.24	119.7	929.1	88.58

Table S4. Projected area of climate suitability and loss for the year 2070 in the Correlative model, in relation to current area of climate suitability (1,049,000 km²) for the lizard *Micrablepharus atticolus*, according to different global circulation models (GCMs) and representative concentration pathways (RCPs). Values represent total area of climate suitability (x1,000 km²), and total (x1,000 km²) and percentage area lost in relation to current area of climate suitability considering three deforestation scenarios: no deforestation (ND), Brazilian Forest Code (BFC) and business as usual (BAU) (km² x 1000).

GCM	RCP	No deforestation			BFC			BAU		
		Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%	Area	Loss	Loss%
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	394.5	654.4	62.39	43.8	1005.1	95.82	29.8	1019.0	97.16
HadGEM2-AO (HD)	8.5	440.8	608.0	57.97	64.5	984.3	93.85	37.2	1011.6	96.45
MIROC-ESM (MR)	8.5	416.5	632.4	60.29	55.1	993.8	94.75	39.6	1009.3	96.23
MRI-CGCM3 (MG)	2.6	466.7	582.2	55.51	57.9	991.0	94.48	42.7	1006.1	95.93
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	296.6	752.3	71.72	65.8	983.0	93.72	43.1	1005.8	95.89
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	507.8	541.1	51.59	75.4	973.4	92.81	43.8	1005.1	95.83
BCC-CSM1-1 (BC)	8.5	373.9	675.0	64.35	82.9	966.0	92.10	51.9	997.0	95.05
BCC-CSM1-1 (BC)	4.5	462.3	586.5	55.92	92.6	956.3	91.18	54.3	994.6	94.83
IPSL-CM5A-LR (IP)	4.5	495.5	553.4	52.76	94.2	954.6	91.02	61.6	987.3	94.13
NorESM1-M (NO)	2.6	358.2	690.7	65.85	83.2	965.7	92.07	62.3	986.6	94.06
HadGEM2-AO (HD)	8.5	523.3	525.5	50.10	105.7	943.2	89.92	69.5	979.3	93.37
MIROC5 (MC)	8.5	643.3	405.6	38.67	111.4	937.5	89.38	70.7	978.2	93.26
HadGEM2-AO (HD)	2.6	629.3	419.6	40.00	105.0	943.9	89.99	72.3	976.5	93.10
MIROC-ESM (MR)	2.6	487.5	561.4	53.52	97.0	951.8	90.75	74.6	974.3	92.89
MIROC-ESM-CHEM (MI)	4.5	509.8	539.1	51.40	113.5	935.4	89.18	75.9	972.9	92.76
MIROC5 (MC)	8.5	691.0	357.9	34.12	110.5	938.4	89.47	76.9	971.9	92.66
MRI-CGCM3 (MG)	4.5	759.2	289.7	27.62	138.5	910.4	86.80	85.7	963.2	91.83
MRI-CGCM3 (MG)	2.6	755.7	293.1	27.95	130.1	918.7	87.59	90.2	958.7	91.40
MIROC5 (MC)	8.5	773.9	274.9	26.21	132.7	916.2	87.35	94.4	954.4	91.00
CCSM4 (CC)	4.5	779.2	269.7	25.71	147.2	901.6	85.96	96.3	952.6	90.82
GISS-E2-R (GS)	8.5	807.0	241.9	23.06	147.1	901.8	85.98	101.5	947.4	90.33
CNRM-CM5 (CN)	8.5	700.9	347.9	33.17	150.0	898.9	85.70	101.9	946.9	90.28
CNRM-CM5 (CN)	4.5	742.7	306.2	29.19	163.3	885.6	84.43	106.7	942.1	89.83
IPSL-CM5A-LR (IP)	2.6	770.6	278.3	26.53	171.9	876.9	83.61	115.5	933.4	88.99

CAPÍTULO 2

(artigo a ser submetido ao periódico Journal of Thermal Biology)

Incorporando desempenho térmico em modelos de adequabilidade climática e estimativas de extinção para um lagarto endêmico do Cerrado no Brasil

Vitor Hugo Gomes Lacerda Cavalcante^{1,2}

Gabriel Henrique de Oliveira Caetano³

Leandro Braga Godinho⁴

Barry Sinervo³

Donald B. Miles⁵

Guarino Rinaldi Colli¹

¹ Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brazil

² Instituto Federal do Piauí, Teresina, PI, Brazil

³ University of California at Santa Cruz, Santa Cruz, CA, USA

⁴ Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, MT, Brazil

⁵ Ohio University, Athens, OH, USA

Autor correspondente: Vitor H. G. L. Cavalcante, tel. +55 61 99815 4981, e-mail:

vitor.cavalcante@ifpi.edu.br

Resumo

A incorporação de parâmetros dos organismos em modelos de adequabilidade climática tem avançado como uma promissora forma de melhorar sua acurácia preditiva. Dada a iminência de drásticas mudanças climáticas, o uso de desempenho térmico de lagartos vem sendo aplicado para refinar cálculos de risco de extinção e prever com maior exatidão os locais mais afetados por essas mudanças. O principal objetivo deste estudo foi avaliar se o uso de desempenho térmico melhora a predição de áreas de adequabilidade climática e conseqüentemente risco de extinção para *Tropidurus itambere*, um lagarto endêmico do bioma Cerrado no Brasil. Três diferentes modelos foram produzidos e avaliados (Ambiental – CR, Desempenho térmico – DT e Combinado - CB). O modelo combinado apresentou os melhores valores de acurácia e foi então utilizado para os cálculos de projeção de áreas de adequabilidade climática e risco de extinção, juntamente com o modelo ambiental, para fins de comparação. As projeções para o presente apresentaram uma redução média de 63% considerando a adequabilidade somente em áreas de Cerrado e descontando destas as áreas desmatadas para os dois modelos avaliados. As projeções para o futuro podem alcançar 91% de redução de habitat adequados no pior cenário. Os resultados alarmantes apontam para um acentuado risco de extinção de *T. itambere*, no entanto um aumento no número de populações amostradas com dados ecofisiológicos é necessário para confirmar ou não estas tendências.

Palavras-chave: ecofisiologia, modelos mecanísticos, mudanças climáticas

1. Introdução

Previsões climáticas recentes apresentam cenários de aquecimento do clima, que devem provocar diferentes efeitos em diferentes regiões do planeta (IPCC, 2014). Para o Cerrado na América do Sul, estão previstos aumentos de temperatura em torno de 3 °C até 2100 (IPCC, 2013). Mudanças climáticas podem afetar populações de animais em suas distribuições, comportamento, reprodução, interações ecológicas e fisiologia (Araújo et al., 2006; Bellard et al., 2012; Cahill et al., 2013). Dependendo da magnitude, estes impactos podem causar extinções locais ou mesmo totais de espécies (Bonebrake et al., 2014; Sinervo et al., 2010). Organismos ectotérmicos em ambientes tropicais tendem a ser mais suscetíveis ao aquecimento por suas temperaturas ótimas estarem próximas do limite superior, assim, é esperado que o aquecimento global afete uma significativa parte da biodiversidade do planeta que se encontra nas regiões tropicais (Deutsch et al., 2008; Gunderson and Leal, 2012; Huey et al., 2012).

Os maiores riscos aos animais decorrentes de mudanças climáticas são as alterações na distribuição geográfica e extinção (Bonino et al., 2015). Alterações na distribuição geográfica para locais climaticamente adequados dependem de características intrínsecas das espécies, como capacidade de dispersão (Bellard et al., 2012). O aquecimento global já é apontado como responsável por extinções locais de populações de lagartos, tendo sido estimado que 39% de todas as espécies de lagartos do mundo devem ser extintas até 2080 (Sinervo et al., 2010). Os lagartos precisam de condições adequadas de temperatura para suas atividades de forrageamento, reprodução, defesa de território e termorregulação. Temperaturas muito altas os obrigam a se refugiar em ambientes com temperaturas mais amenas sob o risco de sobreaquecimento, este período representa as horas de restrição (Sinervo et al., 2010). As horas de restrição diárias podem aumentar com temperaturas mais elevadas até um limite que passa a

prejudicar as atividades dos lagartos e, conseqüentemente, a afetar suas condições fisiológicas. Este processo durante sucessivas gerações pode causar a extinção local ou total de espécies (Sinervo et al., 2010). Sabendo os limites térmicos em que os lagartos mantêm seu desempenho viável diante do aumento de temperatura, e em quais períodos o clima apresenta-se acima destes, é possível modelar o risco de extinção (Kubisch et al., 2016b).

A abordagem utilizada por Sinervo et al. (2010) tem sido aplicada em vários estudos para estimar o risco de extinção para espécies de lagartos, por ser considerada mais acurada que abordagens usando apenas dados ambientais (Ceia-Hasse et al., 2014; Clusella-Trullas and Chown, 2014). Em recente trabalho combinando horas de restrição e dados fisiológicos obtidos em laboratório, foram calculadas taxas de extinção de 20% para *Homonota darwinii*, 15% para *Liolaemus pictus* e 26,5% para *Liolaemus elongatus* até 2080 para lagartos que vivem na Patagônia argentina (Kubisch et al., 2016a). Duas espécies de lagartos que vivem em áreas de deserto no México (*Phrynosoma cornutum* e *Phrynosoma modestum*) Lara-Resendiz et al. (2015) obtiveram um risco de extinção para 2080 devida as mudanças climáticas de 18% e 32% respectivamente. Em um dos poucos estudos que utilizam espécies de lagartos (*Tropidurus*) em áreas de Cerrado no Brasil, os resultados obtidos por Piantoni et al. (2016) corroboraram a hipótese de que as espécies de baixas latitudes estão mais suscetíveis ao aquecimento.

Sinervo et al. (2010), calcularam um risco de extinção local para espécies da família Tropiduridae de 8%. No entanto, estes resultados necessitam de um refinamento por espécie e por região baseado em dados ecofisiológicos. O Cerrado é considerado um hotspot de diversidade (Myers et al., 2000), e os impactos do clima podem agravar a situação das espécies de lagartos já ameaçadas por outras atividades antrópicas. Estes estudos avaliaram os efeitos das mudanças climáticas sobre populações de um lagarto

endêmico do Cerrado do Brasil (*Tropidurus itambere*) (Colli et al., 2002). Nesta avaliação usamos dados de distribuição, ecofisiológicos e ambientais, para prever o risco de extinção desta espécie. Neste estudo investigamos as seguintes questões: Como as populações de *T. itambere* devem reagir diante de um aumento de temperatura previsto de 3 °C até 2100? Esta espécie está ameaçada de extinção local pelas mudanças em seu nicho térmico, ou possui traços ecofisiológicos que permitirão sua permanência? Existem diferenças significativas no risco de extinção quando calculado com base em preditores distintos (ambientais e ecofisiológicos)?

Nós hipotetizamos que as populações de *T. itambere* devem reduzir suas distribuições por não possuírem traços ecofisiológicos que as habilitam a ocuparem novos nichos em ambientes alterados. O objetivo geral deste projeto é avaliar o risco de extinção devido a mudanças climáticas para as populações do lagarto *T. itambere*. Como objetivos específicos tivemos: Calcular o desempenho térmico para *T. itambere*, projetando estes valores diante de um cenário de mudanças climáticas no futuro; modelar a distribuição presente e futura da espécie estudada, comparando os resultados de abordagens correlativa, mecanicista e combinada com base em parâmetros ecofisiológicos e de distribuição; e comparar as respostas ecofisiológicas de *T. itambere* com outras espécies.

2. Material e métodos

2.1 Espécie focal e área de estudo

O gênero *Tropidurus* agrupa espécies que se distribuem por toda a América do Sul, e o grupo *torquatus* consiste de espécies termorreguladoras que ocupam diversas formações

abertas como o Cerrado (Rodrigues, 1987), entre elas *T. torquatus* e *T. itambere*. Essa última possui hábitos diurnos, permanece ativa no período de 8 às 16 horas, e é um forrageador do tipo senta-e-espera. Seu período reprodutivo se estende de janeiro a agosto, com os indivíduos alcançando a maturidade sexual em menos de seis meses, os machos são territorialistas e poligínicos (Van Sluys, 2000; Wiederhecker et al., 2002). Os dados ecofisiológicos foram obtidos em duas localidades para *T. itambere* (Brasília – DF e Nova Xavantina – MT), que se encontram em área central e periférica respectivamente em relação ao bioma Cerrado.

2.2 Dados ambientais, uso do solo e ocorrência da espécie

Os dados climáticos e de elevação foram extraídos para cada registro de ocorrência da base de dados do WorldClim (Hijmans et al., 2005) em uma resolução de 2.5 minutos, usando o pacote raster (Hijmans, 2016) no programa R (R Core Team, 2018). Variáveis climáticas consistiram de temperaturas mínima, média e máxima, precipitação e 19 variáveis bioclimáticas (BIO1 a BIO19) derivadas para o presente (1960-1990) e para os anos de 2050 e 2070. Os dados climáticos do futuro foram obtidos das projeções dos modelos climáticos globais (GCMs – sigla em inglês) do IPCC5 para três diferentes predições de emissões de gases estufa (RCPs – sigla em inglês) (Hijmans et al., 2005). Para incorporar as incertezas das estimativas de climas futuros, nos usamos a base de dados de doze GCMs e três RCPs (2.6, 4.5 e 8.5). Nós recortamos todas as camadas obtidas do WorldClim na extensão da América do Sul entre 10° e -40° de latitude e -80 e -30 de longitude.

Para eliminarmos variáveis espacialmente correlacionadas, que podem levar a um aumento na incerteza dos parâmetros do modelo e reduzir o poder do mesmo (de Marco and Nobrega, 2018), primeiramente selecionamos 1000 pontos aleatórios da área de

estudo usando uma máscara (BIO1) para excluir regiões sem dados e extrair valores das variáveis ambientais para o presente (1960-1990) em cada ponto, usando o pacote *dismo* (Hijmans et al., 2017). Em seguida excluimos as variáveis altamente correlacionadas utilizando o fator de inflação de variância (VIFs – sigla em inglês) maiores que 10 (Dormann et al., 2013), usando o pacote *usdm* (Naimi et al., 2014). A análise retornou dez variáveis: altitude, variação diurna média (BIO2), isothermalidade (BIO3), temperatura média no trimestre mais úmido (BIO8), temperatura média no trimestre mais seco (BIO9), precipitação do mês mais úmido (BIO13), precipitação do mês mais seco (BIO14), sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais quente (BIO18) e precipitação do trimestre mais frio (BIO19). Nós usamos os mesmos conjuntos de variáveis para modelar as projeções no futuro (2050-2070).

Nós estimamos áreas de adequabilidade ambiental para *T. itambere* no presente considerando (1) a extensão original do Cerrado, (2) os remanescentes de habitats naturais do Cerrado. Para as projeções futuras, nós consideramos três cenários para o ano de 2050: (1) área original do Cerrado desconsiderando o desmatamento, (2) se o Código Florestal Brasileiro for colocado em prática (Soares et al., 2014) e (3) mantendo o ritmo de desmatamento atual sem a implementação do código florestal. Os dois últimos cenários foram obtidos das projeções do projeto GLOBIOM – Brasil, que gera modelos de uso do solo para o ano de 2050 considerando informações atuais de desmatamento e desenvolvimento da agropecuária obtidas por sensoriamento remoto (Câmara et al., 2015)

Através de dados da literatura e de coleções científicas foi possível obter (após remoção de duplicatas) 119 pontos de ocorrência de *T. itambere*. Para reduzir o viés amostral da base de dados, foi aplicado um filtro ambiental usando-se a função *Envsample* (Varela

et al., 2014), baseado nas quatro variáveis ambientais com menores valores de VIFs determinados previamente (BIO2, BIO15, BIO18 e BIO19). Desta forma obtivemos 87 pontos com a menor correlação ambiental possível e estes foram utilizados como variável respostas nos processos de modelagem (Figura 1).

2.3 Dados ecofisiológicos

Dados termais foram coletados em campo e em laboratório. Os espécimes foram capturados com o auxílio de armadilhas de interceptação e queda (25 estações em forma de Y com quatro baldes cada) e busca ativa, e levados para laboratórios montados próximos aos locais de coleta. No laboratório, os lagartos foram acomodados em caixas plásticas (de tamanho apropriado) com um substrato de vermiculita e serapilheira, com água e alimento ad libitum, em um ambiente calmo e à temperatura ambiente. Após no mínimo duas horas após a chegada do animal, foi iniciada a coleta de dados ecofisiológicos.

O primeiro experimento visou a obtenção dos dados de Temperatura Corporal Preferencial (T_{pref}), obtidos colocando cada lagarto em um terrário feito com madeira do tipo MDF (Medium Density Fiberboard, 100 cm x 15 cm x 30 cm – C x L x A), aberto na parte superior e com 2 cm de altura de substrato composto de areia e vermiculita. Neste terrário, foi proporcionado ao lagarto um gradiente de temperatura (20-50 °C) com auxílio de uma lâmpada (60 W) em um extremo, simulando a luz e o calor do dia, e de um pacote de gelo no outro, simulando a temperatura de um refúgio sombreado. Na região ventral do lagarto foi acoplado, com auxílio de fita cirúrgica, um sensor de temperatura do tipo termopar conectado a um coletor automático de dados (TC-08, Omega Engineering) programado para registrar a temperatura do animal a cada minuto durante uma hora. Para cada indivíduo foi estimada a média e a variação de temperatura

corporal e a média do limites superior e inferior da T_{pref} ou Temperatura Voluntária Máxima (TV_{max}) e Temperatura Voluntária Mínima (TV_{min}) (Kubisch et al., 2016a). Após descanso de no mínimo duas horas decorridas do experimento da T_{pref} , foram obtidos os dados de desempenho térmico, onde os lagartos foram induzidos a correr em uma pista de madeira do tipo MDF (300 cm x 30 cm x 40 cm – C x L x A) sob três condições de temperatura corporal (20, 25 e 30 °C, com intervalos de no mínimo 30 min entre cada corrida), alcançadas expondo os animais a uma fonte de calor (lâmpada de 60 W) ou frio (pacotes de gelo). A temperatura corporal foi medida com o auxílio de um termômetro cloacal de leitura rápida (HH-91, Omega Engineering) e assim que alcançaram a temperatura desejada foram colocados na pista e estimulados através de toques na cauda a correr o mais rápido possível (Miles, 2004). Estas corridas foram filmadas a 420 fps com uma câmera digital (Casio HS EX- FH25) localizada no centro da pista e apoiada em um tripé a 1,5 m de altura. Os vídeos foram processados com o programa Tracker 4.80 para obtenção da velocidade máxima de corrida em cada temperatura corporal.

No dia seguinte à coleta da T_{pref} e desempenho locomotor, foram obtidos os dados de Temperatura Crítica Mínima (TC_{min}) e Temperatura Crítica Máxima (TC_{max}). Para obter a TC_{min} , cada lagarto teve sua temperatura corporal diminuída ao ser colocado em uma caixa plástica e inserido em um recipiente com gelo, onde observamos seu comportamento e testamos a cada minuto a sua capacidade de desvirar-se ao ser colocado de ventre para cima. Ao perder esta capacidade, o lagarto teve sua temperatura cloacal imediatamente medida com o termômetro de leitura rápida (T-6000, Miller & Weber). A coleta da TC_{max} foi realizada no mínimo uma hora após a coleta da TC_{min} : a temperatura corporal do lagarto foi aumentada colocando-o em um recipiente plástico e aproximando deste uma fonte de calor (lâmpada 60 W), observando seu comportamento

e testando a cada minuto a sua capacidade de desvira-se, seguindo com a medição cloacal da temperatura (Angilletta-Jr et al., 2002; Kubisch et al., 2011). Todos os procedimentos foram aprovados pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade de Brasília – CEUA (Processo número: 33786/2016).

2.4 Análise dos dados

Para testar a eficiência do uso de dados ecofisiológicos em modelos de adequabilidade climática e poder estimar o risco de extinção de *T. itambere*, foram produzidos três modelos distintos: modelo correlativo que utilizou apenas registros de ocorrência e dados ambientais; modelo mecanicista que utilizou dados ecofisiológicos; e modelo combinado que integrou as duas abordagens anteriores. O modelo correlativo foi produzido utilizando-se de pontos de ocorrência como variável resposta e dados ambientais como variáveis preditoras, sendo que por possuímos pontos de presença somente, foi necessário a criação de pontos pseudoausência dentro da área de estudo. O modelo de desempenho foi produzido a partir de um modelo misto aditivo generalizado (GAMM – sigla em inglês)(Wood, 2017), onde a velocidade máxima obtida na corrida foi a variável resposta, a temperatura corporal e o comprimento rostro-cloacal como efeitos fixos e o indivíduo como efeito aleatório. Os resultados deste modelo foram utilizados para a produção de rasters de desempenho térmico aplicados aos rasters de temperatura ambiental disponíveis no WorldClim (mínima, média e máxima temperaturas; BIO1-BIO11), e estes procedimentos foram implementados com o auxílio do pacote Mappingari (Caetano et al., 2017). O modelo combinado foi produzido a partir da combinação dos rasters selecionados para a modelagem dos modelos de desempenho e correlativo.

Os modelos foram implementados seguindo os procedimentos e opções de modelagem

disponíveis no pacote Biomod2 (Thuiller et al., 2016), desta forma foram utilizados os onze algoritmos disponíveis, sendo três de aprendizado de máquina (Generalized Boosting Model – GBM, Classification Tree Analysis – CTA and Random Forest – RF) e oito de regressão (Generalized Linear Modeling – GLM, Generalized Additive Model – GAM, Artificial Neural Network – ANN, Surface Range Envelop – SRE, Flexible Discriminant Analysis – FDA, Multiple Adaptive Regression Splines – MARS and Maximum Entropy – MAXENT.Phillips and MAXENT.Tsuruoka), assim eliminamos um possível viés da modelagem associado ao algoritmo escolhido (Beaumont et al., 2016; Qiao et al., 2015). Os modelos que utilizam algoritmo de aprendizado de máquina foram ajustados com pseudoausências em número semelhante aos de registros de ocorrência, enquanto que os métodos de regressão foram ajustados com 10000 pseudoausências (Barbet-Massin et al., 2012), sendo que a todos os modelos foram aplicadas dez réplicas de pseudoausências. Para medir a acurácia dos modelos nos usamos como métrica o TSS (true skill statistic) (Allouche et al., 2006).

Após o processamento dos dados e a obtenção dos valores de TSS para cada um dos três modelos (correlativo, desempenho e combinado), foi realizado uma comparação da acurácia destes utilizando-se um modelo misto linear generalizado (GLMM – sigla em inglês), onde TSS foi a variável resposta e algoritmo, pseudoausência como fatores aleatórios aninhados. Usamos também a melhor predição linear imparcial (BLUP – sigla em inglês) para comparar os efeitos das três estratégias de modelagem na acurácia destes (Liu et al., 2008). Para diminuir as incertezas associadas com as escolhas feitas para cada modelo (Buisson et al., 2010), nos construímos um modelo de consenso que considerou todos os valores de $TSS \geq 0.8$ em relação aos dois grupos de algoritmos. Em seguida determinamos um limiar ótimo e transformamos cada modelo em um raster de presença e ausência com o métodos de maxSSS (Liu et al., 2016) e com o auxílio do

pacote Presenceabsence (Freeman and Moisen, 2008).

Com as projeções de áreas de adequabilidade climática para *T. itambere* para o presente e para o futuro, calculamos os tamanhos destas áreas e conseqüente risco de extinção.

Ao todo foram produzidas 72 projeções de áreas de adequabilidade para o futuro para os modelos selecionados. Para as projeções do presente e do futuro também foram calculadas as áreas de adequabilidade considerando apenas os remanescentes do bioma Cerrado, sendo que para o futuro foram produzidos resultados para três cenários distintos: 1 – sem desmatamento (ND - sigla em inglês); 2 – com o código florestal brasileiro colocado em prática (BFC - sigla em inglês) e com o ritmo atual de desmatamento sem a implementação do código florestal (BAU - sigla em inglês) (Soares et al., 2014).

3. Resultados e discussão

Considerando os valores de TSS para os três modelos produzidos, a análise exploratória mostrou que os modelos correlativo e combinado apresentaram valores mais elevados (mediana) que o modelo de desempenho (Figura 2). A diferença entre os modelos foi significativa e os resultados do BLUP confirmaram que o melhor modelo aplicado a *T. itambere*, foi o combinado (Figura 3). Este resultado foi compatível com trabalhos que apontam que a combinação de modelos correlativos e mecanicistas pode ser um bom caminho para melhor predizer os riscos de extinção frente as mudanças climáticas (Ceia-Hasse et al., 2014), no entanto mais estudos precisam ser desenvolvidos com diferentes abordagens para a produção de predições de áreas de adequabilidade, pois ainda não parece possível afirmar que exista um melhor modelo para ser aplicado. Em

recente trabalho (Cavalcante et al., 2019) comparou quatro diferentes modelos aplicados a um lagarto endêmico do Cerrado, sendo um com preditores ambientais, dois com preditores ecofisiológicos e um combinando as três anteriores, e os modelos com preditores ecofisiológicos apresentaram a maior acurácia.

A acurácia dos modelos de predição de adequabilidade climática pode ser influenciada por muitas fontes de incertezas (de Marco and Nobrega, 2018; Goberville et al., 2015; Qiao et al., 2015), e neste trabalho algumas foram trabalhadas para minimizar estes vieses (algoritmos, modelos climáticos globais, níveis de concentração de CO₂, colinearidade entre variáveis ambientais). No entanto uma das principais vantagens dos modelos com preditores ambientais é a sua facilidade de implementação, pois os dados para tal podem ser obtidos até mesmo da literatura (Guisan et al., 2017), ao contrário dos modelos com preditores ecofisiológicos que em geral necessitam de coleta de dados in locu, o que exige uma elevada demanda de recursos (financeiros, pessoais, tempo, etc.). Neste trabalho conseguimos dados ecofisiológicos para duas populações de *T. itambere*, e mesmo com essa amostragem reduzida o modelo com desempenho mostrou uma acurácia próxima aos demais. Somente um incremento amostral poderá indicar se para esta abordagem e este organismo modelo, o tamanho da amostra é determinante.

Diante dos resultados da comparação de modelos nos escolhemos o melhor modelo (combinado - CB) e o modelo tradicional (com preditores ambientais - CR), para fazer as predições de áreas de adequabilidade para o presente e para o futuro, calcular os riscos de extinção e comparar estes resultados para as duas abordagens. Em relação a área total de adequabilidade climática para *T. itambere* para o presente, o modelo CB apresentou um valor de 1.602.232 km², enquanto que para CR a área calculada foi de 1.780.651 km² (11.1% maior que CB) (Figuras 4 e 5), no entanto parte destas áreas de adequabilidade climática encontram-se inseridas em ambientes do bioma Mata Atlântica

no Brasil, o que pode ser resultado dos pontos de ocorrência em áreas de transição e enclaves. Sendo o *T.itambere* um lagarto endêmico do bioma Cerrado (Colli et al., 2002), não seria prudente considerar que este animal adentre áreas em um bioma florestal, então calculamos a área de adequabilidade apenas para a extensão do bioma Cerrado, e em CB foi predito 1.054.327 km², enquanto que CR a previsão é de uma área de 1.124.431 km². Estes valores representam uma redução de 34.2 e 36.8% respectivamente. O Cerrado é considerado um bioma altamente ameaçado, principalmente devido ao desmatamento e avanço de atividades agropecuárias (Lahsen et al., 2016), desta forma parte das áreas que são preditas como adequadas climaticamente para a ocorrência de *T. itambere* encontram-se desmatadas, e portanto podem não possuírem condições para a manutenção da espécie. Desta forma o cálculo de áreas de adequabilidade somente para remanescentes de Cerrado retornou uma extensão de 412.241. km² para CB e 495.365 km² para CR. Estes valores representam uma redução de áreas adequadas em relação a extensão original do Cerrado, de 60.9 % para o modelo CB e de 66.0% para CR. Estes valores são alarmantes se considerarmos que representa as áreas atuais disponíveis para esta espécie, portanto sem ainda deduzirmos o impacto futuro das mudanças climáticas. Outro fator preocupante e que justifica os altos percentuais de redução de áreas de adequabilidade, são as posições geográficas destas áreas em relação ao bioma Cerrado (Figuras 4 e 5), onde claramente existe uma concentração destas na região sudeste onde os níveis de desmatamento são mais altos.

As projeções de áreas de adequabilidade climática para o futuro considerando os três cenários distintos (ND, BFC e BAU) para os dois modelos (CB e CR), e em comparação a área projetada para o Cerrado no presente, apresentaram resultados ainda mais preocupantes. Para o modelo CB obtivemos uma área média de adequabilidade de

439.886 km² e redução média de 65% no cenário ND, 65.783 km² e redução média de 75% no cenário BFC e 40.908 km² e redução de 84% no cenário BAU. Enquanto para o modelo CR obtivemos uma área média de adequabilidade de 843.601 km² e redução média de 25% no cenário ND, 148.652 km² e redução média de 86% no cenário BFC e 98.396 km² e redução de 91% no cenário BAU. De fato, os resultados, independente do modelo ou cenário adotado, apontam para uma redução drástica nas áreas de adequabilidade climática para *T. itambere*, o que corrobora com níveis de risco de extinção apontados por trabalhos anteriores para espécies aparentadas e família (Piantoni et al., 2016; Sinervo et al., 2010), no entanto este lagarto é considerado especialista pois não se adapta a ambientes antropizados (Van Sluys, 2000), portanto é necessário avaliar em estudos posteriores se estas populações de áreas modificadas serão capazes de manter os processos evolutivos que garantem a perpetuação da espécie. Nossa hipótese inicial era de que por ser um lagarto não adaptado a ambientes antropizados, *T. itambere* poderia reduzir sua distribuição diante das mudanças no clima, portanto os resultados corroboraram com isto.

4. Conclusão

Os resultados deste trabalho permitiram concluir que para o lagarto *T. itambere* a combinação de métodos de projeção de áreas de adequabilidade climática é o método mais acurado. No entanto as projeções para diferentes métodos e cenários de desmatamento apontam para preocupantes perdas de habitat adequado que podem chegar a 91%. Desta forma são necessários mais estudos principalmente que aumentem o tamanho amostral de populações com informações ecofisiológicas e considerem as

características das que vivem em ambientes.

Referências

- 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.
- Angilletta-Jr, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27, 249-268.
- 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.
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C.H., Thuiller, W., 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution* 3, 327-338.
- Beaumont, L.J., Graham, E., Duursma, D.E., Wilson, P.D., Cabrelli, A., Baumgartner, J.B., Hallgren, W., Esperón-Rodríguez, M., Nipperess, D.A., Warren, D.L., Laffan, S.W., VanDerWal, J., 2016. Which species distribution models are more (or less) likely to project broad-scale, climate-induced shifts in species ranges? *Ecological Modelling* 342, 135-146.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett* 15, 365-377.
- Bonebrake, T.C., Boggs, C.L., Stamberger, J.A., Deutsch, C.A., Ehrlich, P.R., 2014. From global change to a butterfly flapping: biophysics and behaviour affect tropical climate change impacts. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 281.
- Bonino, M.F., Moreno Azócar, D.L., Schulte, J.A., Cruz, F.B., 2015. Climate change and lizards: changing species' geographic ranges in Patagonia. *Regional Environmental Change* 15, 1121-1132.
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., Grenouillet, G., 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology* 16, 1145-1157.
- Caetano, G., Santos, J., Sinervo, B., 2017. Mapinguari: Tools for process-based biogeographical analysis. R package version 0.0.1.
<http://github.com/gabrielhoc/Mapinguari>.
- Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Fisher-Reid, M.C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Warsi, O., Wiens, J.J., 2013. How does climate change cause extinction? *Proc Biol Sci* 280, 20121890.
- Câmara, G., Soterroni, A., Ramos, F., Carvalho, A., Andrade, P., Souza, R.C., Mosnier, A., Mant, R., Buurman, M., Pena, M., Havlik, P., Pirker, J., Kraxner, F., Obersteiner, M., Kapos, V., Affonso, A., Espíndola, G., Bocqueho, G., 2015. Modelling Land Use

- Change in Brazil: 2000–2050, 1 ed. INPE,IPEA,IIASA,UNEP-WCMC, São José dos Campos, Brasília, Laxenburg, Cambridge.
- Cavalcante, V.H.G.L., Caetano, G.H.d.O., Godinho, L.B., Silva, I.P.d.M.C.d., Sinervo, B., Miles, D.B., Colli, G.R., 2019. Comparing correlative and mechanistic approaches to estimate climate-driven extinction risk of an endemic lizard. Submitted to *Global Change Biology*, [s.l.], p.1–24, 2019.
- Ceia-Hasse, A., Sinervo, B., Vicente, L., Pereira, H.M., 2014. Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography* 37, 679-688.
- Clusella-Trullas, S., Chown, S.L., 2014. Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 184, 5-21.
- Colli, G.R., Bastos, R.P., Araujo, A.F.B., 2002. The Character and Dynamics of the Cerrado Herpetofauna, in: Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, NY.
- de Marco, P., Nobrega, C.C., 2018. Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *Plos One* 13, 25.
- 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. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105, 6668-6672.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27-46.
- Freeman, E.A., Moisen, G., 2008. PresenceAbsence: An R Package for Presence-Absence Model Analysis. *Journal of Statistical Software* 23, 1-31.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Hautekeete, N.C., Piquot, Y., Luczak, C., 2015. Uncertainties in the projection of species distributions related to general circulation models. *Ecol Evol* 5, 1100-1116.
- Guisan, A., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., 2017. *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Gunderson, A.R., Leal, M., 2012. Geographic variation in vulnerability to climate warming in a tropical Caribbean lizard. *Functional Ecology* 26, 783-793.
- Hijmans, R.J., 2016. Introduction to the 'raster' package.
- 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.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., 2017. *dismo: Species Distribution Modeling*. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>.
- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A.M., Jess, M., Williams, S.E., 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour,

physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 367, 1665-1679.

IPCC, 2013. Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections [van Oldenborgh, G.J., M. Collins, J. Arblaster, J.H. Christensen, J. Marotzke, S.B. Power, M. Rummukainen and T. Zhou (eds.)]. 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.)], in: Press, C.U. (Ed.), Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

IPCC, 2014. *Climate Change 2014. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects., Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Kubisch, E.L., Corbalán, V., Ibargüengoytía, N.R., Sinervo, B., 2016a. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology* 94, 49-59.

Kubisch, E.L., Fernández, J.B., Ibargüengoytía, N.R., 2011. Is locomotor performance optimised at preferred body temperature? A study of *Liolaemus pictus argentinus* from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 36, 328-333.

Kubisch, E.L., Fernandez, J.B., Ibargungoytia, N.R., 2016b. Vulnerability to climate warming of *Liolaemus pictus* (Squamata, Liolaemidae), a lizard from the cold temperate climate in Patagonia, Argentina. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 186, 243-253.

Lahsen, M., Bustamante, M.M.C., Dalla-Nora, E.L., 2016. Undervaluing and Overexploiting the Brazilian Cerrado at Our Peril. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development* 58, 4-15.

Lara-Resendiz, R.A., Gadsden, H., Rosen, P.C., Sinervo, B., Mendez-De la Cruz, F.R., 2015. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology* 48, 1-10.

Liu, C., Newell, G., White, M., 2016. On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and Evolution* 6, 337-348.

Liu, X.-Q., Rong, J.-Y., Liu, X.-Y., 2008. Best linear unbiased prediction for linear combinations in general mixed linear models. *Journal of Multivariate Analysis* 99, 1503-1517.

Miles, D.B., 2004. The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research* 6, 63-75.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B.d., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403.

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, 191-203.

Piantoni, C., Navas, C.A., Ibargüengoytía, N.R., 2016. Vulnerability to climate warming of four genera of New World iguanians based on their thermal ecology. *Animal Conservation*, n/a-n/a.

Qiao, H., Soberón, J., Peterson, A.T., Kriticos, D., 2015. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 1126-1136.

R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rodrigues, M.T., 1987. Systematics, ecology, and zoogeography of the *Tropidurus* of the torquatus group south of the Amazon River [South America] (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 31, 105-230.

Sinervo, B., Mendez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martinez-Mendez, N., Calderon-Espinosa, M.L., Meza-Lazaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Victoriano Sepulveda, P., Rocha, C.F., Iburguengoytia, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., Jr., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328, 894-899.

Soares, B., Rajao, R., Macedo, M., Carneiro, A., Costa, W., Coe, M., Rodrigues, H., Alencar, A., 2014. LAND USE Cracking Brazil's Forest Code. *Science* 344, 363-364.

Thuiller, W., Georges, D., R. Engler, Breiner, F., 2016. Ensemble Platform for Species Distribution Modeling, 3.3-7 ed.

Van Sluys, M., 2000. Population dynamics of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in a seasonal habitat of southeastern Brazil. *Herpetologica* 56, 55-62.

Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R., Fernández-González, F., 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, no-no.

Wiederhecker, H.C., Pinto, A.C.S., Colli, G.R., 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropidurinae) in the highly seasonal Cerrado Biome of Central Brazil. *Journal of Herpetology* 36, 82-91.

Wood, S., 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, 2nd edition ed, Boca Raton, FL.

Figuras

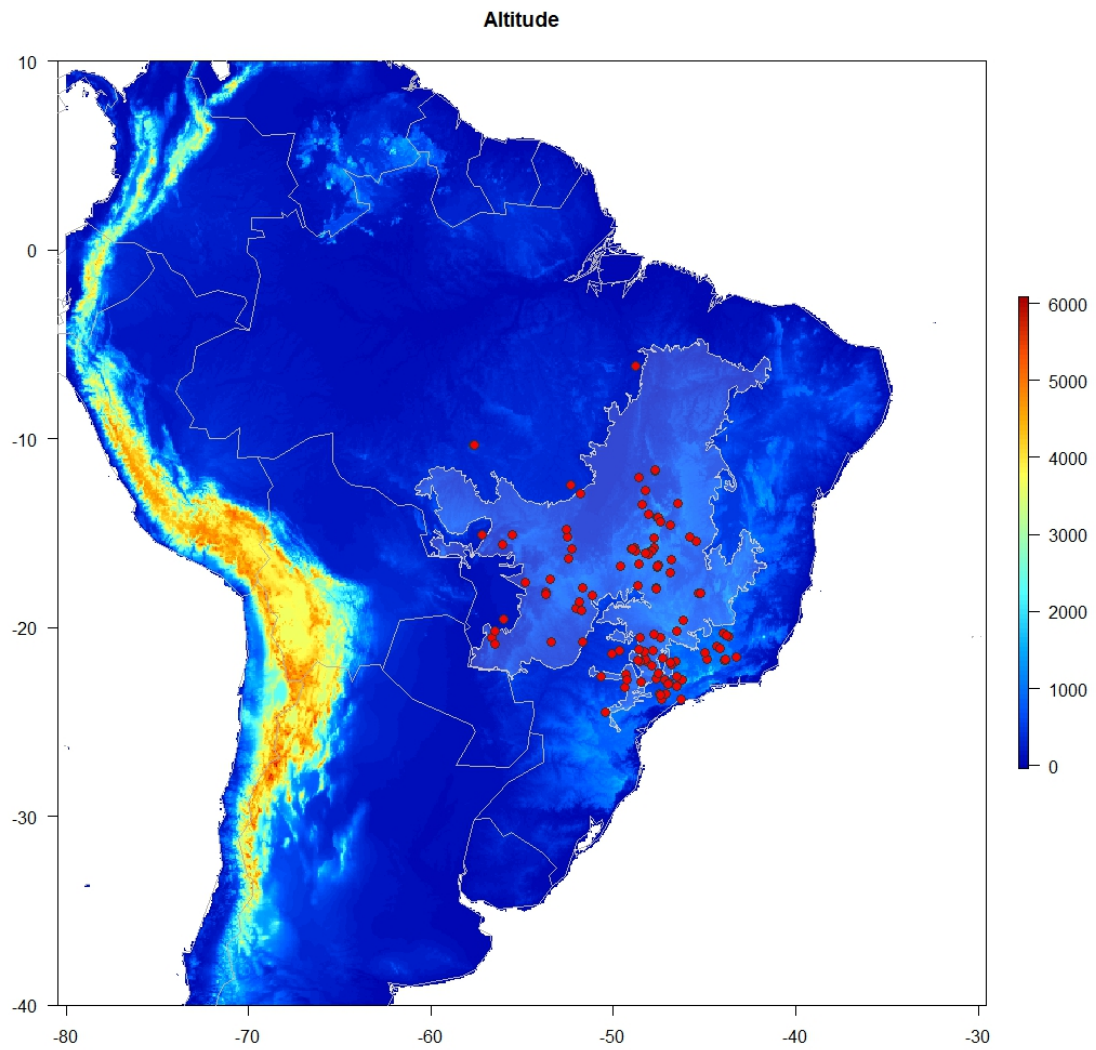


Figura 1. Pontos de distribuição atuais de *Tropidurus itambere*. A área sombreada representa a extensão original do bioma Cerrado no Brasil.

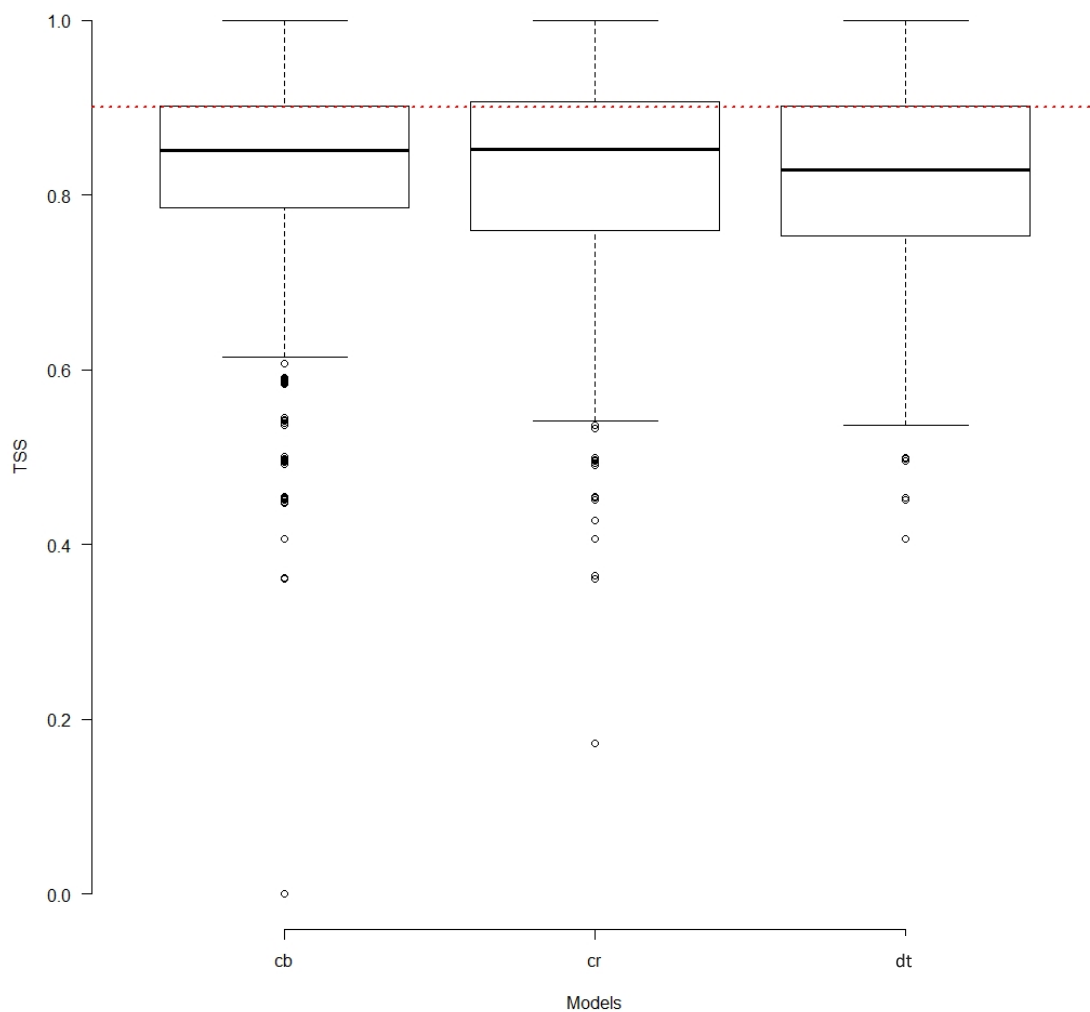


Figura 2. Boxplots com os valores de TSS obtidos em três processo de modelagem (Combinado – cb, Correlativo – cr e Desempenho térmico - dt). A linha tracejada vermelha define um limiar de 0.9 dos valores de TSS.

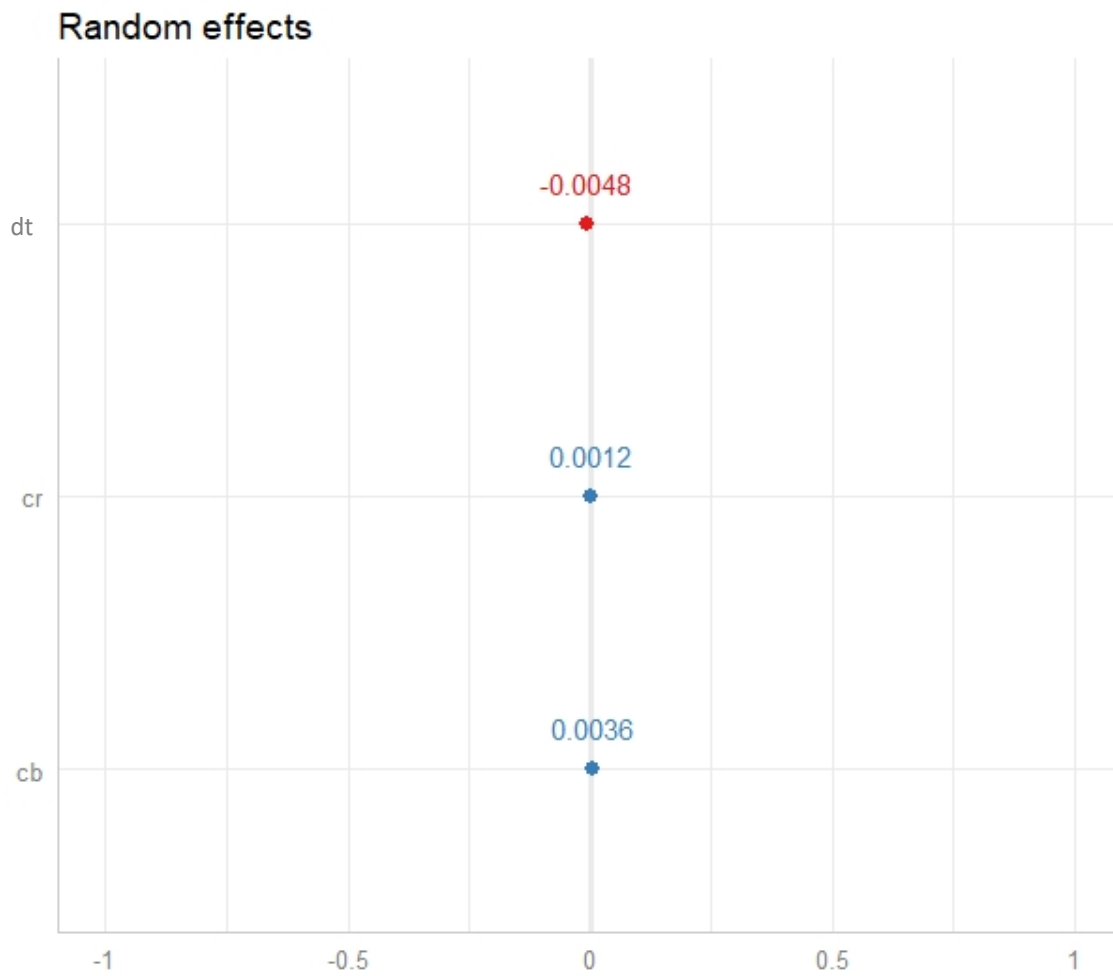


Figura 3. Valores de BLUP (melhor predição linear imparcial) para os três modelos (Combinado – Cb, Correlativo – Cr e Desempenho térmico - Dt) avaliados.

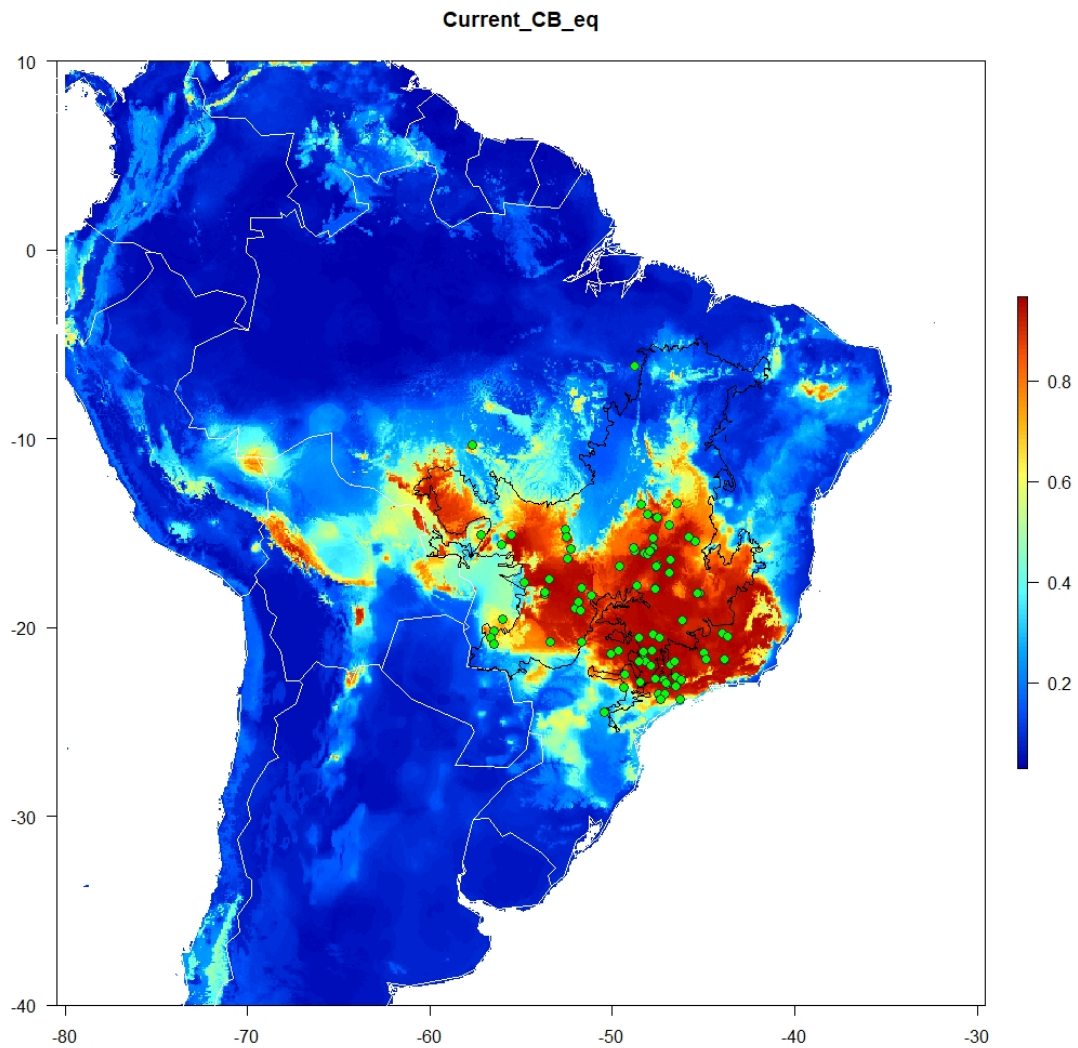


Figura 4. Área atual de adequabilidade climática para o lagarto *T. itambere* projetado a partir do modelo combinado construído com algoritmos que utilizam o mesmo número de pseudoausências que os de presença. Os pontos verdes representam os registros atuais da espécie e a escala de cores a probabilidade de ocorrência.

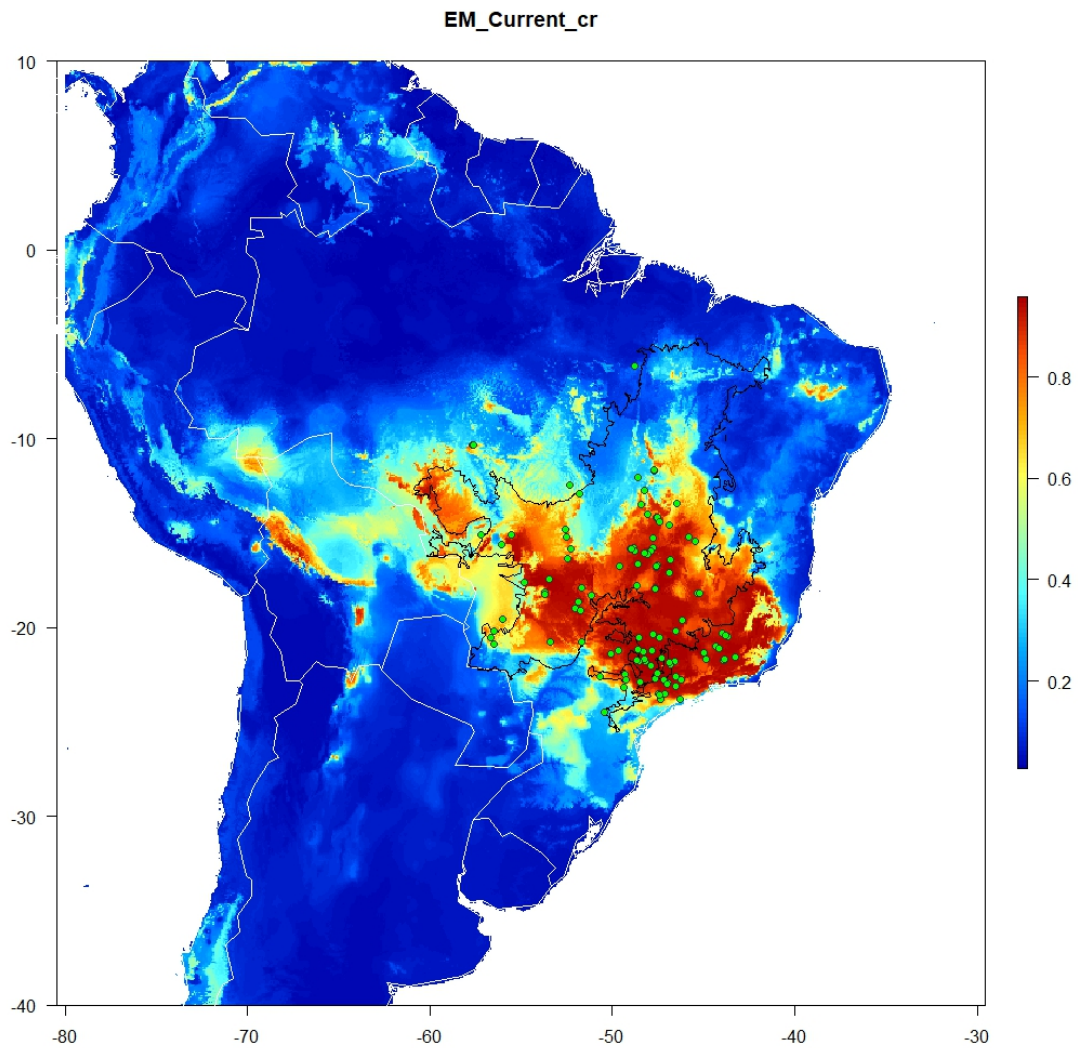


Figura 5. Área atual de adequabilidade climática para o lagarto *T. itambere* projetado a partir do modelo correlativo construído com algoritmos que utilizam o mesmo número de pseudoausências que os de presença. Os pontos verdes representam os registros atuais da espécie e a escala de cores a probabilidade de ocorrência.

CAPÍTULO 3

Risco de extinção para lagartos endêmicos do bioma Cerrado em cenários climáticos futuros: análises em uma perspectiva ecofisiológica

(a ser submetido para a revista Global Change Biology)

Vitor Hugo Gomes Lacerda Cavalcante^{1,2}

Luara Tourinho⁶

Gabriel Henrique de Oliveira Caetano³

Leandro Braga Godinho⁴

Barry Sinervo³

Donald B. Miles⁵

Guarino Rinaldi Colli¹

1 Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brazil

2 Instituto Federal do Piauí, Teresina, PI, Brazil

3 University of California at Santa Cruz, Santa Cruz, CA, USA

4 Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, MT, Brazil

5 Ohio University, Athens, OH, USA

6 Universidade Federal do Rio de Janeiro

Correspondence: Vitor H. G. L. Cavalcante, phone: +55 61 99815 4981, e-mail:

vitor.cavalcante@ifpi.edu.br

Palavras-chave: endemismo, respostas fisiológicas, aquecimento global, Cerrado.

Artigo de pesquisa original

Resumo

As previsões mais recentes sobre mudanças no clima apontam em direção ao aquecimento do planeta em pelo menos 3°C até 2080, no entanto não sabemos exatamente como as espécies de lagartos devem responder a estas modificações.

Acredita-se que espécies que compartilham traços de história de vida, tenham respostas semelhantes e conseqüentemente riscos de extinção mediado pelo clima parecidos, mas a base científica para destas respostas é escassa. Os níveis de aquecimento global devem ser diferentes para distintos biomas no mundo, e em áreas tropicais como no Brasil, o bioma Cerrado, que já está altamente ameaçado por diversas atividades antrópicas, deve sofrer alterações no clima que podem chegar a um aumento de 5,5°C até 2100, aumentando o risco de extinção local de lagartos associados a este bioma. Este trabalho tem como objetivo geral compreender como lagartos endêmicos do Cerrado podem estar em risco de extinção induzida pelo clima. Para tanto, analisamos as respostas ecofisiológicas associados a dados de microclima e baseado em horas de restrição/atividade e modelos de clima futuro.

Introdução

A temperatura ambiental é um dos mais importantes fatores que regem a vida nos ecossistemas, influenciando aspectos ecológicos e biológicos dos organismos e moldando características da sua história de vida (Angilletta-Jr, 2009). Compreender a relação entre temperatura e os organismos é um passo crucial para inferir sobre os riscos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade (Bellard et al., 2012). A história de vida de lagartos é fortemente influenciada pela temperatura, precipitação e altitude; assim, é factível pensar que mudanças nestes parâmetros possam impactar as populações atingidas.

Analisar as respostas fisiológicas de diferentes táxons às variações climáticas presentes e futuras é necessário diante das previsões de risco de extinção que podem chegar a 39% do total de espécies de lagartos conhecidas atualmente (B. Sinervo et al., 2010). Diferentes abordagens foram utilizadas para avaliar a vulnerabilidade das espécies às mudanças climáticas. O método correlativo produz modelos relacionando a distribuição das espécies com o clima atual, para inferir sobre áreas climaticamente adequadas para as espécies no futuro (Pacifci et al., 2015), sem necessariamente incorporar parâmetros fisiológicos dos organismos (M. Kearney & Porter, 2009a). Por outro lado, a abordagem mecanicista (Clusella-Trullas & Chown, 2014; Erika L. Kubisch, Fernández, & Ibarngüengoytía, 2011; Simon, Ribeiro, & Navas, 2015) requer parâmetros específicos da biologia dos organismos e suas respostas a mudanças nas condições climáticas. Modelos mecanicistas são desenvolvidos com observações de campo e laboratório de taxas demográficas e tolerâncias fisiológicas (Deutsch et al., 2008; Pacifci et al., 2015). Uma vez que potenciais fatores de extinção são identificados com estudos correlativos, estes podem ser testados através de abordagens mecanicistas (Cahill et al., 2013). As análises correlativas do efeito das mudanças climáticas sobre os organismos, em geral

avaliam grupos de espécies que ocorrem ou são endêmicas de determinada região (Aguiar et al., 2016; G. d. Oliveira, Araújo, Rangel, Alagador, & Diniz-Filho, 2012). Por outro lado, abordagens mecanicistas focam em uma ou poucas espécies (Gunderson & Leal, 2012; Lara-Resendiz, Gadsden, Rosen, Sinervo, & Mendez-De la Cruz, 2015) devido à falta de dados para análises mais complexas (Huey et al., 2012). Estes estudos, apesar de extremamente importantes para avanços na compreensão dos efeitos do aquecimento global sobre as espécies, possuem limitações para generalizar esses efeitos a partir de características de endemismo, fenotípicas ou filogenéticas das espécies. Em ambientes tropicais são esperados maiores níveis de extinções devidas ao clima para ectotérmicos terrestres (Deutsch et al., 2008). Para lagartos termorreguladores com temperatura corporal entre 29°C e 32°C são esperados riscos de extinção maiores que 90% (B. Sinervo et al., 2010) em regiões tropicais. Nestas áreas está incluso o bioma Cerrado no Brasil. O Cerrado é considerado um hotspot de diversidade (Norman Myers, Mittermeier, Mittermeier, Fonseca, & Kent, 2000), e os impactos do clima podem agravar a situação das espécies de lagartos já ameaçadas por outras atividades antrópicas. Os dados disponíveis não permitem inferir sobre quais clados de lagartos estão mais ameaçados pelas mudanças climáticas, e se existem características da história de vida que predispõem estes animais aos riscos. Outra limitação é a falta de estudos em ambientes tropicais. Desta forma, surge o questionamento: Espécies de lagartos endêmicas do Cerrado estão mais ameaçadas pelo aquecimento global em relação às generalistas. Nossa hipótese é que as espécies endêmicas do Cerrado devem estar mais ameaçadas pelo aquecimento global, por possuírem maiores exigências ecofisiológicas associadas as características típicas do bioma. Este trabalho tem como objetivo geral compreender como espécies de lagartos

endêmicas do Cerrado com características da história de vida semelhantes, estão ameaçadas de extinção induzida pelo clima. Para tanto, analisamos: 1- respostas ecofisiológicas de espécies como temperatura preferencial (T_{pref}) e Temperatura corporal mínima (Tb_{min}); e 2 - estimar o risco de extinção, baseado em horas de restrição, horas de atividade, precipitação e modelos de clima futuro.

Material e métodos

Área de Estudo

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, ocupando 21% do território nacional e sendo superado em área apenas pela Amazônia. O Cerrado designa o conjunto de ecossistemas (savanas, matas, campos e matas de galeria) que ocorrem no Brasil Central. O clima dessa região é estacional, onde um período chuvoso de outubro a março é seguido por um período seco de abril a setembro. A precipitação média anual é de 1.500 mm e as temperaturas são geralmente amenas ao longo do ano, com médias entre 22 -27 °C (Zaher & Rieppel, 1999). Neste trabalho, utilizamos dados ecofisiológicos de populações de lagartos provenientes de cinco localidades em áreas de Cerrado (Brasília-DF, Nova Xavantina-MT, Gaúcha do Norte-MT, Pium-TO e Lagoa da Confusão-TO).

Espécies endêmicas do Cerrado e ocorrência

Ao todo foram obtidos dados ecofisiológicos de 87 populações de 52 espécies e sete localidades. Destas, 13 espécies de lagartos são endêmicas do Cerrado, sendo que nove possuem dados suficientes para análises: *Ameivula ocellifera* s.l., *Enyalius capetinga*, *Gymnodactylus amarali*, *Hoplocercus spinosus*, *Manciola guaporicola*, *Norops*

meridionalis, *Salvator duseni*, *Tupinambis quadrilineatus* e *Vanzosaura savanicola*.

Através de dados da literatura e de coleções científicas foram obtidos os pontos de ocorrência das espécies trabalhadas (Tabela S1).

Coleta de dados ecofisiológicos

Para calcular parâmetros ecofisiológicos (horas de restrição e atividade, *hr* e *ha*), nos coletamos dados de T_{pref} bem como valores de Tb_{min} . Os dados termais (T_{pref} e Tb_{min}) foram coletados em campo e em laboratório. Os espécimes foram capturados com o auxílio de armadilhas de interceptação e queda (Figura 1; 25 estações em forma de Y com quatro baldes cada) e busca ativa, e levados para laboratórios montados próximos aos locais de coleta. No laboratório, os lagartos foram acomodados em caixas plásticas (de tamanho apropriado) com um substrato de vermiculita e serapilheira (ou pequenos galhos de acordo com o hábito do lagarto), com água e alimento *ad libitum*, em um ambiente calmo e à temperatura ambiente. Após no mínimo duas horas após a chegada do animal, foi iniciada a coleta de dados ecofisiológicos.

O experimento visou a obtenção dos dados de Temperatura Corporal Preferencial (T_{pref}), obtidos colocando cada lagarto em um terrário feito com madeira do tipo MDF (Medium Density Fiberboard, 100 cm x 15 cm x 30 cm – C x L x A), aberto na parte superior e com 2 cm de altura de substrato composto de areia e vermiculita (Figura 2). Neste terrário, foi proporcionado ao lagarto um gradiente de temperatura (20-50 °C) com auxílio de uma lâmpada (60 W) em um extremo, simulando a luz e o calor do dia, e de um pacote de gelo no outro, simulando a temperatura de um refúgio sombreado. Na região ventral do lagarto foi acoplado, com auxílio de fita cirúrgica, um sensor de temperatura do tipo termopar conectado a um coletor automático de dados (Eltek 1000 Series Squirrel – 1063) programado para registrar a temperatura do animal a cada

minuto durante uma hora.

Modelagem ecofisiológica

(Anexo 1 – Código utilizado para construção dos rasters de *hr* e *ha*)

A modelagem ecofisiológica é baseada em uma sequência de três grandes passos integrados. Primeiro construímos informações de *hr* e *ha* para cada espécie integrando dados ambientais macro e microclimáticos. Como dados bióticos, nós usamos os registros de ocorrência para cada espécie, T_{pref} e T_{bmin} . Como dados macroclimáticos, usamos para o presente as temperaturas do ar mensais máximas e mínimas (T_{max} e T_{min}) (Robert J. Hijmans et al., 2005). Como dados microclimáticos foram usados os obtidos por M. R. Kearney, Isaac, and Porter (2014), considerando 0% e 100% de sombra sob a vegetação, com uma resolução de 18 km² e a uma temperatura do ar em alturas de 0 cm e 120 cm acima do solo.

Segundo, aplicamos uma equação de “Richard” para estimar os parâmetros da curva de *hr* e *ha* versus a relação com o clima presente ($hr \times T_{max}$, $ha \times T_{max}$). Terceiro, usamos os parâmetros criados para estimar as curvas de *hr* e *ha* para camadas climáticas do futuro de temperaturas do ar máximas e mínimas (2061-2080) (Robert J. Hijmans et al., 2005). Finalmente, na modelagem de nicho ecológica, usamos as camadas criadas pelo método mecanístico (*hr* e *ha*) e adicionando também precipitação média (Robert J. Hijmans et al., 2005), para gerar diferentes modelos de adequabilidade climática para cada espécie.

Seguindo B. Sinervo et al. (2010); (2018), para cada uma dos registros de ocorrência construímos integrais de raster de *hr* para cada mês, *m*, quando uma função, *fr*, registra o número de horas em que $T_e > T_{max}$ durante 24 horas e para *ha* quando o limite para $T_e > T_{bmin}$:

$$h_{r,m} = \int_{t=0}^{24} f_r(T_{Max,m} - T_{pref}) dt \quad \text{Eqn. 1,}$$

$$h_{a,m} = \int_{t=0}^{24} f_a(T_{Min,m} - T_{bmin}) dt \quad \text{Eqn. 2,}$$

Para o próximo passo, dados de hr e ha , junto com $Tmax$ ou $Tmin$ em cada célula do raster, foram ajustados com uma função de Richard não linear ("JMP®, Version 14.," 2019) para as curvas de horas de restrição e atividade.

$$h_r(T_{Max} - T_{pref}) = \tau_{r,1} (1 + \tau_{r,2} \exp[-\tau_{r,3} (T_{Max} - T_{pref})])^{(1/\tau_{r,4})} \quad \text{Eqn. 3,}$$

$$h_a(T_{Min} - T_{bmin}) = \tau_{a,1} (1 + \tau_{a,2} \exp[-\tau_{a,3} (T_{Min} - T_{bmin})])^{(1/\tau_{a,4})} \quad \text{Eqn. 4.}$$

Estas duas funções foram usadas para reduzir a escala de hr e ha para cada mês do ano para os raster do worldclim em uma resolução de 2.5 minutos para uso preliminar nos modelos de distribuição de espécies (SDMs em inglês).

SDMs

(Anexo 2 – Código utilizado para construção dos modelos de adequabilidade climática)

Os modelos foram implementados seguindo os procedimentos e opções de modelagem disponíveis no pacote Biomod2 (Thuiller, Georges, R. Engler, & Breiner, 2016), desta forma foi utilizado um modelo de regressão (Generalized Linear Modeling – GLM, ajustado com 1000 pseudoausências (Barbet-Massin et al., 2012), sendo que a todos os modelos foram aplicadas dez réplicas de pseudoausências. Para medir a acurácia dos modelos nos usamos como métrica o TSS (true skill statistic) (Allouche et al., 2006).

Com as projeções de áreas de adequabilidade climática para os nove lagartos endêmicos do Cerrado para o presente e para o futuro, calculamos os tamanhos destas áreas e

consequente risco de extinção.

Resultados e discussão

Considerando toda a América do Sul como área disponível para dispersão das espécies trabalhadas, todas as espécies de lagartos apresentaram redução nas suas áreas de adequabilidade quando comparados os valores para o presente e para o futuro (ano de 2070, rcp 8.5) (Tabela 1). No entanto os valores oscilaram entre 7 e 49% dependendo da espécie (*Manciola guaporicola* e *Gymnodactylus amarali* respectivamente), o que é esperado considerando a variedade das características que diferenciam os táxons e influencia nas respostas as variações do clima (família, habitat, biologia, etc.) (Mesquita et al., 2016). No geral os lagartos perdem 25% de suas áreas de adequabilidade climática no futuro.

Em se tratando apenas de espécies de lagartos endêmicas do Cerrado, o esperado é que estas não avancem para áreas fora do bioma. Observando os mapas de áreas de adequabilidade climática para cada espécie (Figura 3), fica evidente uma tendência a expansão das melhores áreas climáticas para a região amazônica. No entanto provavelmente as espécies não conseguirão essa expansão, devido aspectos por exemplo de competição e características de habitat. Esta é uma limitação dos modelos em geral, pois não incorporam importantes fatores determinantes de distribuição das espécies (Munguia, Rahbek, Rangel, Diniz, & Araujo, 2012b).

Considerando apenas as áreas de adequabilidade climática para a extensão do bioma Cerrado, os resultados não diferiram significativamente entre as espécies. O cálculo de área a partir dos mapas binários mostrou uma cobertura de praticamente 100% do Cerrado tanto para o presente quanto para o futuro. Por ser tratar de espécies endêmicas

deste bioma estes resultados são condizentes com a fidelidade climática das espécies com o Cerrado, no entanto os impactos antrópicos são crescentes e a perda de área parece ser neste momento a maior ameaça para estes lagartos. A sobreposição dos mapas binários das nove espécies trabalhadas não mostrou uma concentração em determinados áreas de ambientes climaticamente adequados (Figura 4), resultado condizente com a ampla cobertura das áreas de adequabilidade somente no bioma Cerrado para todas as espécies.

Conclusão

Os resultados do uso de dados ecofisiológicos em modelos de distribuição de espécies é promissor, no entanto algumas questões de amostragem devem ser consideradas como o tamanho amostral adequado para incorporação dos dados no modelo e a abrangência dos pontos de coleta em relação a distribuição da espécie. Os modelos de construção dos rasters de *hr* e *ha* e de produção das projeções de áreas de adequabilidade climáticas devem ser refinados com a incorporação de mais parâmetros ecofisiológicos e climáticos. Para uma análise a nível de comunidades um número maior de espécies deve levar a uma maior compreensão dos padrões climáticos associados aos táxons.

Referências bibliográficas

- Aguiar, L. M. S., Bernard, E., Ribeiro, V., Machado, R. B., & Jones, G. (2016). Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical savannah bats. *Global Ecology and Conservation*, 5, 22-33. doi:10.1016/j.gecco.2015.11.011
- 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. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x
- Angilletta-Jr, M. J. (2009). *Thermal_Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. New York: Oxford University Press.

- Araújo, M. B., & Pearson, R. G. (2005). Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28(5), 693-695. doi:10.1111/j.2005.0906-7590.04253.x
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 327-338. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., . . . Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51-57. doi:10.1038/nature09678
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Beaumont, L. J., Graham, E., Duursma, D. E., Wilson, P. D., Cabrelli, A., Baumgartner, J. B., . . . VanDerWal, J. (2016). Which species distribution models are more (or less) likely to project broad-scale, climate-induced shifts in species ranges? *Ecological Modelling*, 342, 135-146. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.10.004
- Beebee, T. J. C., & Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125(3), 271-285. doi:10.1016/j.biocon.2005.04.009
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett*, 15(4), 365-377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Beuchle, R., Grecchi, R. C., Shimabukuro, Y. E., Seliger, R., Eva, H. D., Sano, E., & Achard, F. (2015). Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography*, 58, 116-127. doi:10.1016/j.apgeog.2015.01.017
- Buckley, L. B., Waaser, S. A., MacLean, H. J., & Fox, R. (2011). Does including physiology improve species distribution model predictions of responses to recent climate change? *Ecology*, 92(12), 2214-2221. doi:10.1890/11-0066.1
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S., & Grenouillet, G. (2010). Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*, 16(4), 1145-1157. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x
- Caetano, G., Santos, J., & Sinervo, B. (2017). Mappinguari: Tools for process-based biogeographical analysis. R package version 0.0.1. <http://github.com/gabrielhoc/Mappinguari>.
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., . . . Wiens, J. J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proc Biol Sci*, 280(1750), 20121890. doi:10.1098/rspb.2012.1890
- Caldwell, A. J., While, G. M., Beeton, N. J., & Wapstra, E. (2015). Potential for thermal tolerance to mediate climate change effects on three members of a cool temperate lizard genus, *Niveoscincus*. *J Therm Biol*, 52, 14-23. doi:10.1016/j.jtherbio.2015.05.002
- Câmara, G., Soterroni, A., Ramos, F., Carvalho, A., Andrade, P., Souza, R. C., . . . Bocqueho, G. (2015). *Modelling Land Use Change in Brazil: 2000–2050* (1 ed.). São José dos Campos, Brasília, Laxenburg, Cambridge: INPE, IPEA, IIASA, UNEP-WCMC.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., Garcia, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), e1400253. doi:10.1126/sciadv.1400253
- Ceia-Hasse, A., Sinervo, B., Vicente, L., & Pereira, H. M. (2014). Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37(7), 679-688. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00600.x
- Chevin, L. M., Collins, S., & Lefevre, F. (2013). Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. *Functional Ecology*, 27(4), 966-979. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02043.x

- Clusella-Trullas, S., & Chown, S. L. (2011). Comment on "Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches".pdf>. *Science*, 332(6029), 537.
- Clusella-Trullas, S., & Chown, S. L. (2014). Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 184(1), 5-21. doi:10.1007/s00360-013-0776-x
- Connolly, S. R., Keith, S. A., Colwell, R. K., & Rahbek, C. (2017). Process, mechanism, and modeling in macroecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(11), 835-844. doi:10.1016/j.tree.2017.08.011
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B., & Wood, S. (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391(6669), 783-786. doi:10.1038/35842
- de Marco, P., & Nobrega, C. C. (2018). Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *Plos One*, 13(9), 25. doi:10.1371/journal.pone.0202403
- 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. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 105(18), 6668-6672. doi:10.1073/pnas.0709472105
- Diniz, J. A. F., Bini, L. M., Rangel, T. F., Loyola, R. D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M. B. (2009). Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*, 32(6), 897-906. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x
- Diniz-Filho, J. A. F., de Oliveira, G., Bini, L. M., Loyola, R. D., Nabout, J. C., & Rangel, T. (2009). Conservation biogeography and climate change in the Brazilian Cerrado. *Natureza & Conservacao*, 7(2), 100-112.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., . . . Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
- Dormann, C. F., Schymanski, S. J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., . . . Singer, A. (2012). Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2119-2131. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 330-342. doi:DOI 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.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, 677-697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Fei, T., Skidmore, A. K., Venus, V., Wang, T., Schlerf, M., Toxopeus, B., . . . Liu, Y. (2012). A body temperature model for lizards as estimated from the thermal environment. *Journal of Thermal Biology*, 37(1), 56-64. doi:10.1016/j.jtherbio.2011.10.013
- Fordham, D. A., Bertelsmeier, C., Brook, B. W., Early, R., Neto, D., Brown, S. C., . . . Araujo, M. B. (2018). How complex should models be? Comparing correlative and mechanistic range dynamics models. *Global Change Biology*, 24(3), 1357-1370.
- Freeman, E. A., & Moisen, G. (2008). PresenceAbsence: An R package for presence-absence model analysis. *Journal of Statistical Software*, 23(11), 1-31.
- Gadsden, H., Ballesteros-Barrera, C., Hinojosa de la Garza, O., Castañeda, G., García-De la Peña, C., & Lemos-Espinal, J. A. (2012). Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 83, 1-9. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.03.014
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Gunderson, A. R., & Leal, M. (2012). Geographic variation in vulnerability to climate warming in a tropical Caribbean lizard. *Functional Ecology*, 26(4), 783-793. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.01987.x
- Harte, J., Ostling, A., Green, J. L., & Kinzig, A. (2004). Biodiversity conservation - Climate change and extinction risk. *Nature*, 430(6995), 1. doi:10.1038/nature02718
- Henderson, C. R. (1975). Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*, 31(2), 423-447. doi:10.2307/2529430
- Hijmans, R. J. (2019). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.8-19. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- 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(15), 1965-1978. doi:10.1002/joc.1276
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. (2017). dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., & Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 367(1596), 1665-1679. doi:10.1098/rstb.2012.0005
- Huey, R. B., Pianka, E. R., & Hoffman, J. A. (1977). Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, 58(5), 1066-1075. doi:10.2307/1936926
- Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: Discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357-366.
- ICMBio. (2014). Listas das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção. Retrieved 20/04/2016 <http://www.icmbio.gov.br/portal/faunabrasileira/lista-de-especies>
- IPCC. (2013). *Intergovernmental Panel on Climate Change: Annex I: Atlas of Global and Regional Climate Projections*. Retrieved from Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA:
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects*. Retrieved from Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA:
- IUCN. (2015). The IUCN red list of threat species. Retrieved 03.04.2016, from 2015-4 . JMP®, Version 14. (2019). SAS Institute Inc. Cary, NC. 1989-2019.
- Kearney, M., & Porter, W. (2009a). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol Lett*, 12(4), 334-350. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kearney, M., & Porter, W. (2009b). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4), 334-350. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
- Kearney, M. R., Isaac, A. P., & Porter, W. P. (2014). Microclim: Global estimates of hourly microclimate based on long-term monthly climate averages. . *Scientific data*, 1-140006.
- Kubisch, E. L., Corbalán, V., Ibargüengoytía, N. R., & Sinervo, B. (2016). Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94(1), 49-59. doi:10.1139/cjz-2015-0024
- Kubisch, E. L., Fernández, J. B., & Ibargüengoytía, N. R. (2011). Is locomotor performance optimised at preferred body temperature? A study of *Liolaemus pictus argentinus* from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 36(6), 328-333. doi:10.1016/j.jtherbio.2011.06.006
- Lara-Resendiz, R. A., Gadsden, H., Rosen, P. C., Sinervo, B., & Mendez-De la Cruz, F. R. (2015). Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert

- and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology*, 48, 1-10.
doi:10.1016/j.jtherbio.2014.11.010
- Lawson, C. R., Vindenes, Y., Bailey, L., & van de Pol, M. (2015). Environmental variation and population responses to global change. *Ecol Lett*, 18(7), 724-736.
doi:10.1111/ele.12437
- Leach, K., Montgomery, W. I., & Reid, N. (2016). Modelling the influence of biotic factors on species distribution patterns. *Ecological Modelling*, 337, 96-106.
doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.06.008
- Leroux, S. J., Larrivee, M., Boucher-Lalonde, V., Hurford, A., Zuloaga, J., Kerr, J. T., & Lutscher, F. (2013). Mechanistic models for the spatial spread of species under climate change. *Ecological Applications*, 23(4), 815-828. doi:10.1890/12-1407.1
- Liu, C., Newell, G., & White, M. (2016). On the selection of thresholds for predicting species occurrence with presence-only data. *Ecology and Evolution*, 6(1), 337-348.
doi:10.1002/ece3.1878
- Liu, C. R., 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
- Liu, X. Q., Rong, J. Y., & Liu, X. Y. (2008). Best linear unbiased prediction for linear combinations in general mixed linear models. *Journal of Multivariate Analysis*, 99(8), 1503-1517.
doi:10.1016/j.jmva.2008.01.004
- Logan, M. L., Huynh, R. K., Precious, R. A., & Calsbeek, R. G. (2013). The impact of climate change measured at relevant spatial scales: new hope for tropical lizards. *Global Change Biology*, 19(10), 3093-3102. doi:10.1111/gcb.12253
- Lurgi, M., Brook, B. W., Saltre, F., & Fordham, D. A. (2015). Modelling range dynamics under global change: Which framework and why? *Methods in Ecology and Evolution*, 6(3), 247-256. doi:10.1111/2041-210x.12315
- Martínez, B., Arenas, F., Trilla, A., Viejo, R. M., & Carreno, F. (2015). Combining physiological threshold knowledge to species distribution models is key to improving forecasts of the future niche for macroalgae. *Global Change Biology*, 21(4), 1422-1433.
doi:10.1111/gcb.12655
- Medina, M., Scolaro, A., Mendez-De la Cruz, F., Sinervo, B., Miles, D. B., & Ibarraeengoytia, N. (2012). Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology*, 37(8), 579-586. doi:10.1016/j.jtherbio.2012.06.006
- Menke, S. B., Holway, D. A., Fisher, R. N., & Jetz, W. (2009). Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology and Biogeography*, 18(1), 50-63.
doi:10.1111/j.1466-8238.2008.00420.x
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Colli, G. R., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (2016). Life-History Patterns of Lizards of the World. *The American Naturalist*, 187(6).
doi:10.5061/dryad.55610
- Miles, D. B. (2004). The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 63-75.
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., da Fonseca, G. A. B., & Olivieri, S. (1998). Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, 12(3), 516-520.
- Morin, X., & Thuiller, W. (2009). Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology*, 90(5), 1301-1313. doi:10.1890/08-0134.1
- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., . . . Cadotte, M. (2015). Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1293-1310. doi:10.1111/1365-2664.12482

- Munguia, M., Rahbek, C., Rangel, T. F., Diniz, J. A. F., & Araujo, M. B. (2012a). Equilibrium of global amphibian species distributions with climate. *Plos One*, 7(4), 9. doi:10.1371/journal.pone.0034420
- Munguia, M., Rahbek, C., Rangel, T. F., Diniz, J. A. F., & Araujo, M. B. (2012b). Equilibrium of global amphibian species distributions with climate. 7, 9. doi:10.1371/journal.pone.0034420. *Plos One*, 7, 9.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. d., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403.
- 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, 191-203. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x
- Nowakowski, A. J., Watling, J. I., Thompson, M. E., Bruschi, G. A., Catenazzi, A., Whitfield, S. M., . . . Todd, B. D. (2018). Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecology Letters*, 21(3), 345-355. doi:10.1111/ele.12901
- Oliveira, G. d., Araújo, M. B., Rangel, T. F., Alagador, D., & Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Conserving the Brazilian semiarid (Caatinga) biome under climate change. *Biodiversity and Conservation*, 21(11), 2913-2926. doi:10.1007/s10531-012-0346-7
- Oliveira, P. S., & Marquis, R. J. (2002). *The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press.
- Oliveira, U., Soares, B. S., Paglia, A. P., Brescovit, A. D., de Carvalho, C. J. B., Silva, D. P., . . . Santos, A. J. (2017). Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. *Scientific Reports*, 7, 9. doi:10.1038/s41598-017-08707-2
- Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Kovacs, K. M., . . . Rondinini, C. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 5(3), 215-224. doi:10.1038/nclimate2448
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37, 637-669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarres, J. F., . . . Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330(6010), 1496-1501. doi:10.1126/science.1196624
- Pianka, E. R., & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press.
- Qiao, H., Soberón, J., Peterson, A. T., & Kriticos, D. (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(10), 1126-1136. doi:10.1111/2041-210x.12397
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. Retrieved from URL <https://www.R-project.org/>
- Randin, C. F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Zappa, M., & Guisan, A. (2006). Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, 33(10), 1689-1703. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01466.x
- Rodda, G. H., Jarnevich, C. S., & Reed, R. N. (2011). Challenges in identifying sites climatically matched to the native ranges of animal invaders. *Plos One*, 6(2), 18. doi:10.1371/journal.pone.0014670
- Rodríguez, L., Garcia, J. J., Carreno, F., & Martinez, B. (2019). Integration of physiological knowledge into hybrid species distribution modelling to improve forecast of distributional shifts of tropical corals. *Diversity and Distributions*, 25(5), 715-728. doi:10.1111/ddi.12883

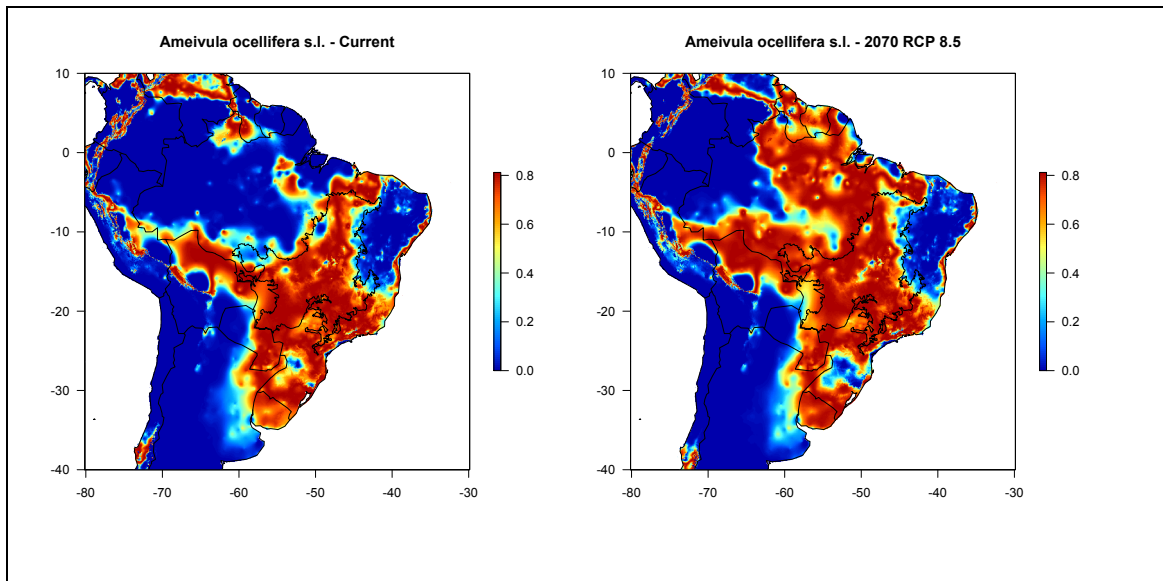
- Ruddiman, W. F. (2013). The Anthropocene. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *41*, 45-68. doi:10.1146/annurev-earth-050212-123944
- Selwood, K. E., McGeoch, M. A., & Mac Nally, R. (2014). The effects of climate change and land-use change on demographic rates and population viability. *Biol Rev Camb Philos Soc*. doi:10.1111/brv.12136
- Simon, M. N., Ribeiro, P. L., & Navas, C. A. (2015). Upper thermal tolerance plasticity in tropical amphibian species from contrasting habitats: implications for warming impact prediction. *J Therm Biol*, *48*, 36-44. doi:10.1016/j.jtherbio.2014.12.008
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M. V.-S., . . . Jr., J. W. S. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, *328*, 894-899.
- Sinervo, B., Mendez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran-Santa Cruz, M., . . . Sites, J. W., Jr. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, *328*(5980), 894-899. doi:10.1126/science.1184695
- Sinervo, B., Miles, D. B., Wu, Y., Mendez de la Cruz, F. R., Kirchoff, S., & Qi, Y. (2018). Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of Toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Tibetan Plateau. *Integr Zool*. doi:10.1111/1749-4877.12315
- Soares-Filho, B., Rajão, R., Macedo, M., Carneiro, A. D. O., Costa, W., Coe, M., . . . Alencar, A. (2014). Cracking Brazil's Forest Code. *Science*, *344*, 363-364.
- Sousa, H. C., Costa, B. M., Morais, C. J. S., Pantoja, D. L., de Queiroz, T. A., Vieira, C. R., & Colli, G. R. (2016). Blue tales of a blue-tailed lizard: ecological correlates of tail autotomy in *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a Neotropical savannah. *Journal of Zoology*, *299*(3), 202-212. doi:10.1111/jzo.12335
- Sousa, H. C., Soares, A. H. B., Costa, B. M., Pantoja, D. L., Caetano, G. H., Queiroz, T. A., & Colli, G. R. (2015). Fire regimes and the demography of the lizard *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a biodiversity hotspot. *South American Journal of Herpetology*, *10*(3), 143-156.
- Steffen, W., Rockstrom, J., Richardson, K., Lenton, T. M., Folke, C., Liverman, D., . . . Schellnhuber, H. J. (2018). Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(33), 8252-8259. doi:10.1073/pnas.1810141115
- Strassburg, B. B. N., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., . . . Balmford, A. (2017). Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(4), 0099. doi:10.1038/s41559-017-0099
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., . . . Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, *9*(3-4), 137-152. doi:10.1016/j.ppees.2007.09.004
- Thuiller, W., Georges, D., R. Engler, & Breiner, F. (2016). Ensemble Platform for Species Distribution Modeling (Version 3.3-7) [Package].
- Thuiller, W., Georges, D., R. Engler, & Breiner, F. (2019). biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling. R package version 3.3-7.1. <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2>.
- Tomuolo, S., & Ward, D. (2018). Species migrations and range shifts: A synthesis of causes and consequences. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, *33*, 62-77. doi:10.1016/j.ppees.2018.06.001
- Urban, M. C., Bocedi, G., Hendry, A. P., Mihoub, J. B., Pe'er, G., Singer, A., . . . Travis, J. M. J. (2016). Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, *353*(6304). doi:10.1126/science.aad8466
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araujo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzon, M., . . . Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on

- forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351-1364. doi:10.1111/ele.12348
- Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R., & Fernández-González, F. (2014). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, no-no. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x
- Vasconcelos, T. D. (2014). Tracking climatically suitable areas for an endemic Cerrado snake under climate change. *Natureza & Conservacao*, 12(1), 47-52. doi:10.4322/natcon.2014.009
- Vicenzi, N., Corbalán, V., Miles, D., Sinervo, B., & Ibargüengoytía, N. (2017). Range increment or range detriment? Predicting potential changes in distribution caused by climate change for the endemic high-Andean lizard *Phymaturus palluma*. *Biological Conservation*, 206, 151-160. doi:10.1016/j.biocon.2016.12.030
- Vieira, G. H. C., Mesquita, D. O., Péres, A. K., Jr., Kitayama, K., & Colli, G. R. (2000). *Micrablepharus atticolus* (NCN). Natural History. *Herpetological Review*, 31(4), 241-242.
- Watling, J. I., Brandt, L. A., Bucklin, D. N., Fujisaki, I., Mazzotti, F. J., Romanach, S. S., & Speroterr, C. (2015). Performance metrics and variance partitioning reveal sources of uncertainty in species distribution models. *Ecological Modelling*, 309, 48-59. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.03.017
- Willis, S. G., Foden, W., Baker, D. J., Belle, E., Burgess, N. D., Carr, J. A., . . . Butchart, S. H. M. (2015). Integrating climate change vulnerability assessments from species distribution models and trait-based approaches. *Biological Conservation*, 190, 167-178. doi:10.1016/j.biocon.2015.05.001
- Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition)*. Boca Raton, FL: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Zaher, H., & Rieppel, O. (1999). Tooth Implantation and Replacement in Squamates, with special reference to Mosassaur lizards and snakes. *American Museum Novitates*(3271).

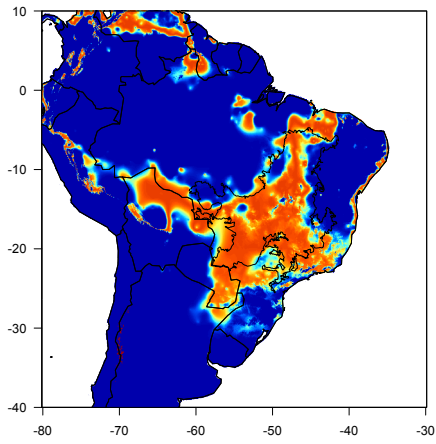
Figuras e tabelas



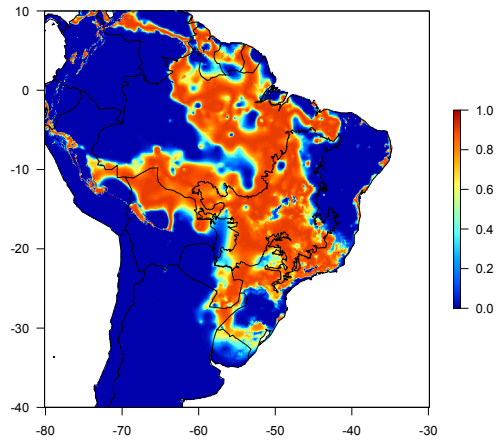
Fig. 1 Armadilhas de interceptação e queda utilizadas na coleta dos lagartos em área de Cerrado. **Fig. 2** Terrário com gradiente térmico para obtenção dos dados de T_{pref}.



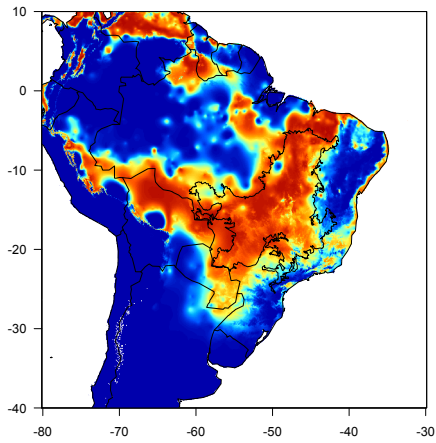
Enyalius capetinga - Current



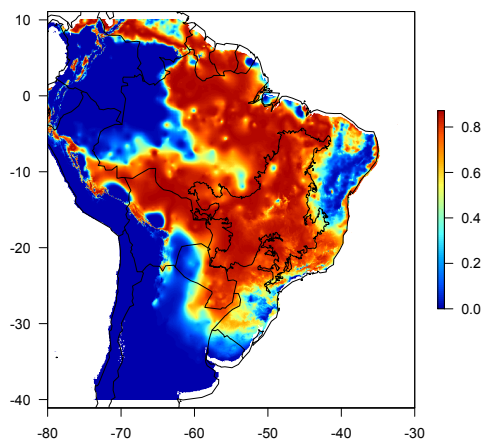
Enyalius capetinga - 2070 RCP 8.5



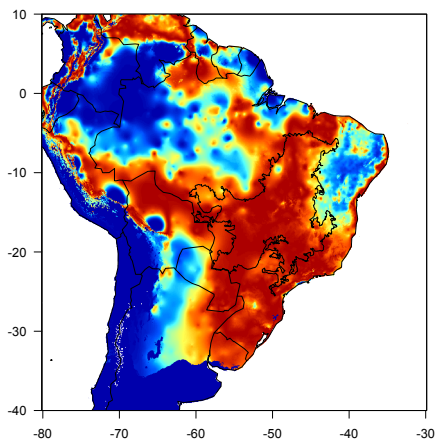
Gymnodactylus amarali - Current



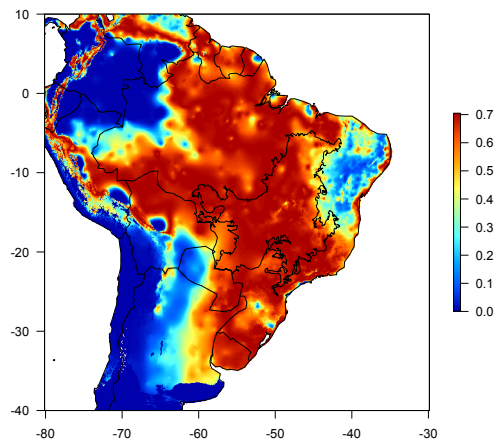
Gymnodactylus amarali - 2070 RCP 8.5



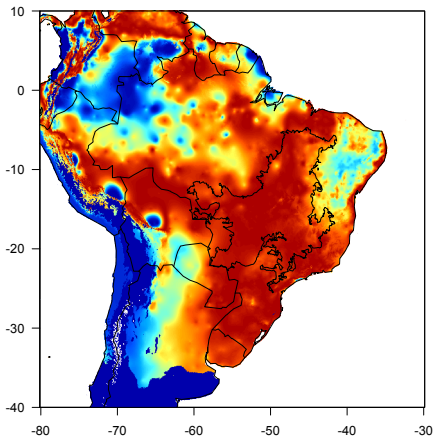
Hoplocercus spinosus - Current



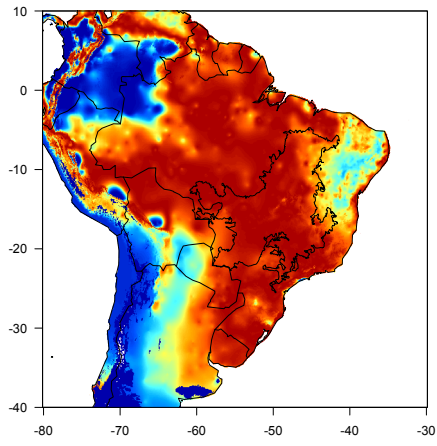
Hoplocercus spinosus - 2070 RCP 8.5



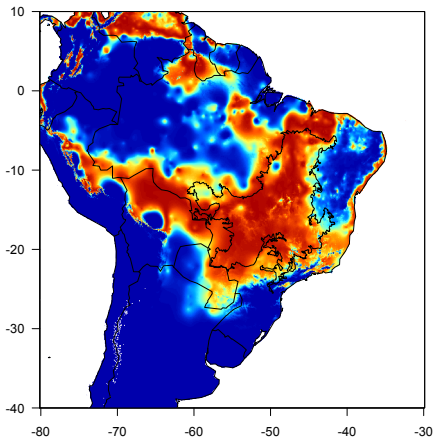
Manciola guaporicola - Current



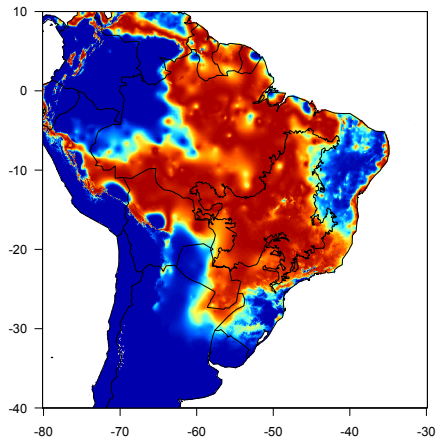
Manciola guaporicola - 2070 RCP 8.5



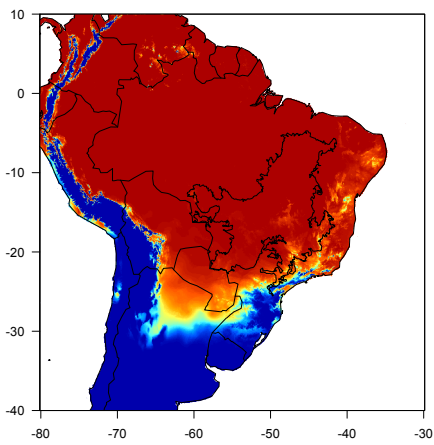
Norops meridionalis - Current



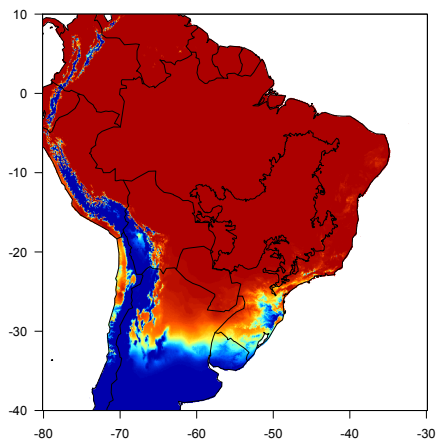
Norops meridionalis - 2070 RCP 8.5



Salvator duseni - Current



Salvator duseni - 2070 RCP 8.5



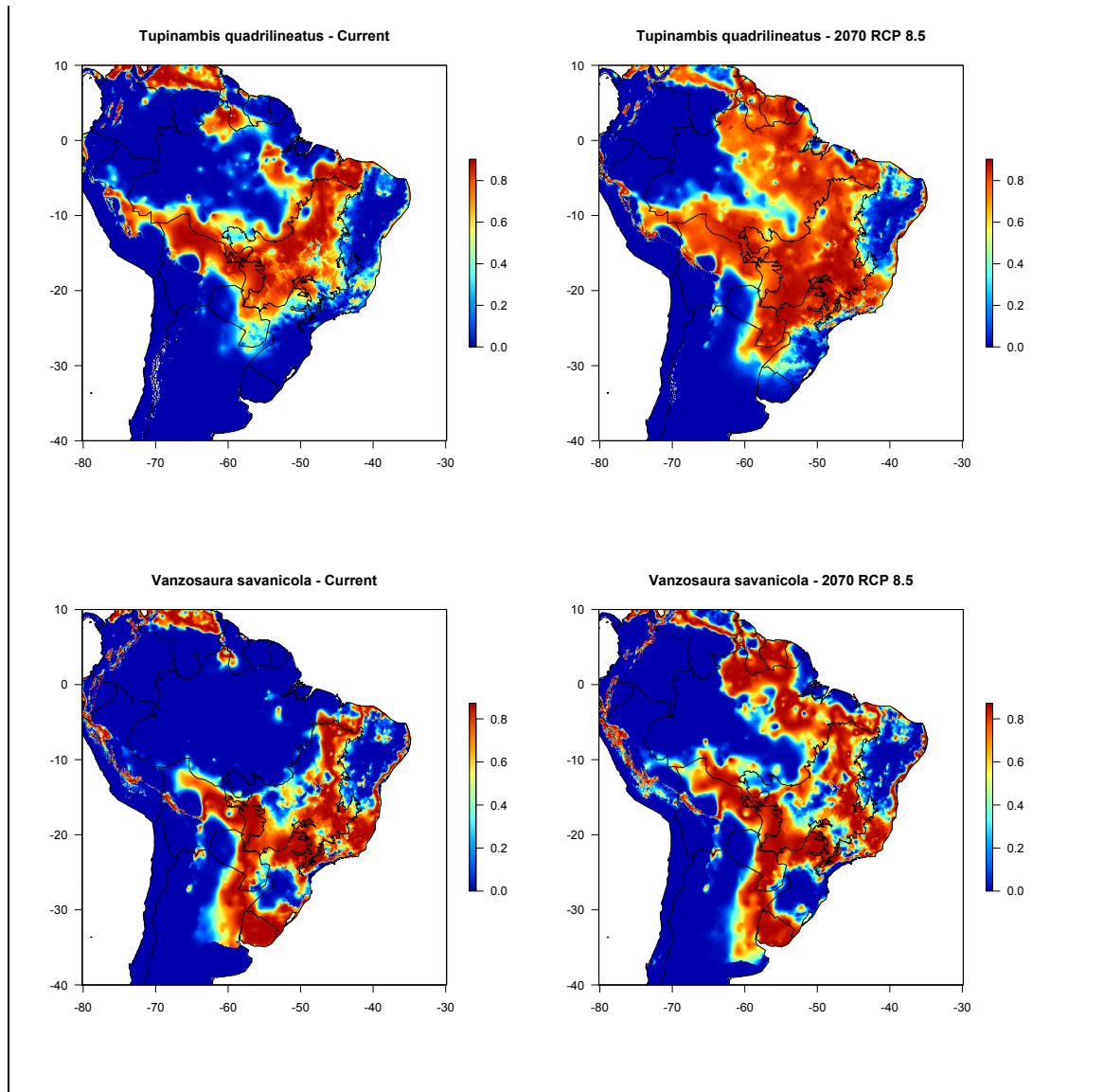


Fig. 3. Área atual de adequabilidade climática para espécies de lagartos endêmicos do Cerrado projetado a partir de um modelo que combina horas de restrição, horas de atividade e precipitação. Os mapas apresentam as projeções para o presente e para o futuro (ano de 20170, rcp 8.5) e a escala a probabilidade de ocorrência.

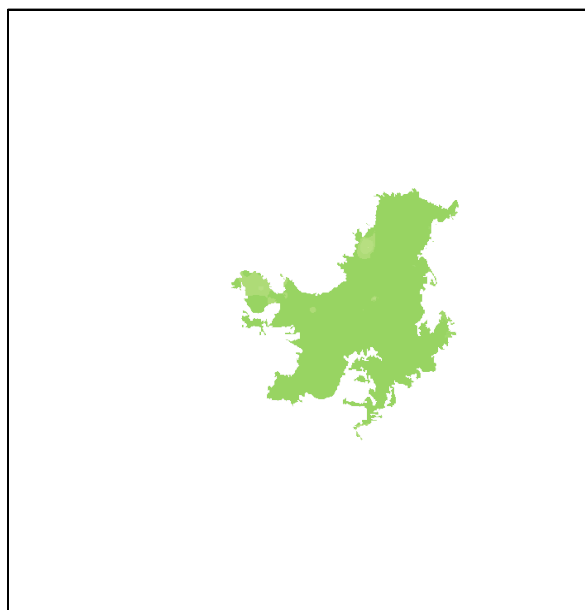


Fig. 4. Áreas de adequabilidade climática para o futuro (2070, rcp 8.5) para nove espécies de lagartos endêmicos do Cerrado. O mapa foi construído com a sobreposição das projeções binárias com um nível médio de transparência.

Tabela 1. Áreas de adequabilidade climática no presente e no futuro (para o ano de 2070, rcp 8.5), para espécies de lagartos endêmicas do Cerrado.

Espécie	Area presente km ²	Area future km ²	Razão entre areas	Area Perdida km ²	Area Perdida %
<i>Manciola guaporicola</i>	1,570,195.0	800,672.7	0.510	769,522.3	0.490
<i>Salvator duseni</i>	2,483,796.0	1,424,146.0	0.573	1,059,650.0	0.427
<i>Vanzosaura savanicola</i>	8,141,904.0	5,611,738.0	0.689	2,530,166.0	0.311
<i>Enyalius capetinga</i>	9,512,137.0	7,395,822.0	0.778	2,116,315.0	0.222
<i>Hoplocercus spinosus</i>	2,316,046.0	1,836,162.0	0.793	479,884.0	0.207
<i>Tupinambis quadrilineatus</i>	5,886,256.0	4,704,446.0	0.799	1,181,810.0	0.201
<i>Ameivula ocellifera</i> s.l.	4,819,225.0	3,929,927.0	0.815	889,298.0	0.185
<i>Norops meridionalis</i>	4,935,326.0	4,257,534.0	0.863	677,792.0	0.137
<i>Gymnodactylus amarali</i>	4,340,707.0	4,032,641.0	0.929	308,066.0	0.071
Mean	4,889,510.2	3,777,009.9	0.750	1,112,500.4	0.250
SD	2661684.2	2115515.38	0.135	744039.598	0.135