



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA



Museu Paraense Emílio Goeldi
Universidade Federal do Pará
Programa de Pós-Graduação em Zoologia
Curso de Mestrado em Zoologia

**FISIOLOGIA TÉRMICA E VULNERABILIDADE DOS LAGARTOS DA AMAZÔNIA
(REPTILIA: SQUAMATA) FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS**

LUISA MARIA VIEGAS BECERRA URTIAGA

Belém – PA

2017

LUISA MARIA VIEGAS BECERRA URTIAGA

**FISIOLOGIA TÉRMICA E VULNERABILIDADE DOS LAGARTOS DA AMAZÔNIA
FRENTE ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS (REPTILIA: SQUAMATA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do convênio Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, para obtenção do título de mestre em zoologia.

Orientador: Dr. Helder Lima de Queiróz

Co-Orientadora: Dra. Teresa Cristina Ávila Pires

Belém – PA

2017

“Sapere Aude!”

Agradecimentos

À Capes pela concessão da bolsa de pesquisa;

Ao Helder Lima de Queiroz pela orientação;

À Teresa Cristina Ávila-Pires, por me inspirar, por acreditar em mim, por confiar no meu trabalho e estar sempre disponível para conversar e me ajudar a ser uma pessoa melhor dentro e fora da academia;

Ao Barry Sinervo pelo eterno entusiasmo para com a luta contra as extinções dos lagartos frente às mudanças climáticas, por me receber de braços abertos na sua equipe de pesquisadores e por todas as sugestões que enriqueceram imensamente o projeto;

À todos da equipe coordenada pelo Barry que, de alguma forma, contribuíram com a construção do meu conhecimento e amadurecimento profissional, seja me auxiliando em campo, com as análises ou me estimulando a pensar de maneira crítica: Carla Sette, Donald Miles, Fernanda Werneck, Gabriel Caetano, Guarino Colli e Juan Santos;

À todos do laboratório de Herpetologia do Museu Paraense Emílio Goeldi pela hospitalidade nestes dois anos de mestrado;

Aos meus amigos do Rio de Janeiro, que me apoiaram na decisão de vir para Belém e sempre se mantiveram presentes, mesmo com a distância;

Aos amigos que fiz em Belém, por me fazerem sentir em casa nessa cidade acolhedora;

Ao meu amor, Elias Nunes de Aragão, por ser meu porto seguro, me impulsionar a ir além e sempre acreditar em mim, até quando eu mesma pensei em deixar de acreditar;

À família Nunes Aragão, que me acolheu como sendo da família desde o primeiro momento;

À minha família, por todo o apoio e estímulo para que eu seguisse meu sonho de criança e me tornasse uma profissional realizada! Sem vocês eu não seria metade do que sou hoje.

Obrigada!

“Dedico esse trabalho a minha avó Leila Diele Viegas (*in memoriam*), por ser a maior inspiração da minha vida. É tudo por ela e para ela, e assim será sempre.”

Sumário

Lista de Figuras	vi
Lista de Tabelas	ix
Resumo Geral	1
General Abstract	3
1. Introdução Geral	5
2. Metodologia.....	10
2.1 Aplicabilidade do modelo de distribuição geográfica	22
3. Conclusões gerais	26
Referências Bibliográficas	29
Capítulo 1 - Thermal physiology of Amazonian lizards	39
Abstract	39
1. Introduction	40
2. Materials and Methods	41
3. Results	44
4. Discussion	45
Conflict of interests	48
Acknowledgements	49
References	49
Legend of figures	56
Capítulo 2 - Climate changes and the vulnerability of Amazonian Lizards.....	69
Abstract	69
1. Introduction	70
2. Materials and Methods	72
3. Results	75
4. Discussion	76
Acknowledgements	79
References	79
Legend of figures	87
Supplementary Material	97

Lista de Figuras

- Fig. 1. Pontos de amostragem de temperatura corporal (T_c) de lagartos entre 1993 e 1999 (cinza escuro) e de amostragem de preferência térmica e performance de lagartos entre 2014 e 2016 (cinza claro). Polígono representa a área total da Amazônia **11**
- Fig. 2. Armadilhas de interceptação instaladas na mata para captura de lagartos. A) Armadilha de interceptação e queda (Pitfall); B) Funil **13**
- Fig. 3. Potes de plástico para armazenamento dos indivíduos durante o período de experimentação. Furos na tampa permitem a entrada de ar e papel umedecido em seu interior evita que o animal se desidrate **13**
- Fig. 4. Gradiente térmico criado em laboratório para testes de preferência térmica. A) Compartimentos para indivíduos com CRC superior a 22mm B) Compartimentos para indivíduos com CRC inferior a 22mm **15**
- Fig. 5. Pista de corrida para testes de desempenho locomotor. A) Pista para indivíduos com Comprimento rostro-cloacal (CRC) superior a 50mm B) Pista para indivíduos com CRC inferior a 50mm **16**
- Fig. 6. Posição de decúbito dorsal para verificação de ausência de resposta locomotora após testes de tolerância térmica e desempenho locomotor **17**
- Fig. 7. Testes para definição da zona de tolerância térmica. A) Câmara de resfriamento para definição do Crítico térmico mínimo ($C_{t_{min}}$) B) Aquecimento ao sol para definição do Crítico térmico máximo ($C_{t_{max}}$) **18**
- Fig. 8. Mapas de distribuição potencial de *Copeoglossum nigropunctatum*, *Gonatodes humeralis* e *Tupinambis teguixin* no presente, de acordo com o modelo. Pontos indicam as localidades de ocorrência e seta indica a região dos llanos. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho **22**
- Fig. 9. Modelagem de distribuição geográfica com previsões de expansão territorial para 2050 e 2070 A) *Dactyloa transversalis* B) *Leposoma guianense*. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho **24**
- Fig. 10. Modelagem de distribuição geográfica de A) *Norops planiceps* e B) *Norops scypheus*. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho **25**
- Fig. 11. Modelagem de distribuição geográfica de *Cercosaura oshaughnessyi*. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho **25**

Capítulo 1 – Thermal physiology of Amazonian lizards

- Fig. 1. Frequency distribution of temperatures in heliotherms and thermoconformers for each thermal trait evaluated. Values of temperature (x-axis) correspond to the mean value for each species. 57
- Fig. 2. Range of each thermal trait evaluated in heliotherms and thermoconformers. Bars indicate minimum and maximum values, dots the mean value for each species..... 58
- Fig. 3. Thermal performance curves and mean values of thermal traits of A) *Chatogekko amazonicus*; B) *Gonatodes humeralis*; C) *Copeoglossum nigropunctatum*; D) *Norops fuscoauratus*; E) *Plica plica*; F) *Arthrosaura kockii*; G) *Arthrosaura reticulata*; H) *Leposoma percarinatum*; I) *Ameiva ameiva*; and J) *Cnemidophorus cryptus*. Gray shaded region shows the 95% confidence interval. Black points represent the results of individual tests at different body temperatures: 15°C, 20°C, 25°C 30°C, 35°C, 40°C and 43°C for heliotherms and 20°C, 25°C, 30°C and 35°C for thermoconformers. Short vertical black lines indicate the number of trials at each temperature. Black lines at the curves' extremes are the critical thermal minimum (Ct_{min}) and critical thermal maximum (Ct_{max}). T_{opt} =Optimal temperature; T_b =Body temperature; T_{pref} =Preferred temperature; Vt_{min} =Minimum voluntary temperature; Vt_{max} =Maximum voluntary temperature 59

Capítulo 2 – Climate changes and the vulnerability of Amazonian Lizards

- Fig. 1. Species with predicted increase of occurrence area by 2050 and 2070, considering the current occurrence area **88**
- Fig. 2. Contour plots of predicted geographic expansion by 2050 and 2070, considering the current occurrence area. A) *Cnemidophorus lemniscatus* B) *Norops auratus* and C) *Tropidurus hispidus*. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale **89**
- Fig. 3. Species with predicted area lost by 2050 and 2070, considering the current occurrence area **90**
- Fig. 4. Contour plots of reductions of occurrence area for some species that present high T_b and low H_r . A) *Crocodilurus amazonicus* and B) *Uracentron flaviceps*, both heliotherms; C) *Gonatodes hasemani*, thermoconformer. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale **91**
- Fig. 5. Contour plots of A) *Leposoma osvaldoi* and B) *Plica umbra*. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale **92**
- Fig. 6. Contour plots of A) *Leposoma percarinatum* and B) *Alopoglossus angulatus*. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale **93**
- Fig. S1. Contour plots of levels of reduction of occurrence area for 26 Amazonian species due to the global warming. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale **98**

Lista de Tabelas

Tabela 1. Dados de Tamanho corporal (Comprimento Rostro-Cloacal, CRC), Temperatura corporal (T_c), Temperatura voluntária máxima ($V_{t_{max}}$) e Crítico térmico mínimo ($C_{t_{min}}$), por espécie, conforme o capítulo 1 do presente trabalho. Número de indivíduos testados em parênteses **20**

Capítulo 1 – Thermal physiology of Amazonian lizards

Table 1. Thermal characteristic data for studied lizards. ActP=Activity period (D=Diurnal, N=Nocturnal, C=Cathemeral); EAR=Earliest Activity Record; LAR=Latest Activity Record; T_b =Body temperature (mean and range); T_{sub} = Substrate temperature (mean); T_{air} =Air temperature (mean); T_{pref} =Preferred temperature (mean and range); $V_{t_{min}}$ =Minimum voluntary temperature; $V_{t_{max}}$ =Maximum voluntary temperature; $C_{t_{min}}$ =Critical thermal minimum; $C_{t_{max}}$ =Critical thermal maximum; T_{opt} =Optimal temperature; SVL=Snout-vent length; SR=Study region (A=Amazonia rainforest; AF=Brazilian Atlantic Forest; C=Central America; Ca= Brazilian Caatinga; Ce= Brazilian Cerrado; L= Brazilian Lavrado). Number of analyzed specimens in parenthesis after mean values. Species in bold are consider heliotherms in literature **60**

Table 2. Number of specimens and taxa used as source of data reported here for the first time (T_b =Body temperature; T_{pref} = Preferred temperature; VR=Voluntary Range) **66**

Table 3. Mean values of body temperature (T_b), preferred temperature (T_{pref}) and minimum voluntary temperature ($V_{t_{min}}$) by family. The number of species in each family is in parenthesis. TrM=Thermoregulation mode (H=Heliotherm; M=Mixed; T=Thermoconformer).....**67**

Table 4. Selected correlation structures (CS), associated Bayesian Information Criterion (BIC) and performance values (mid-level performance temperatures [MLT]; optimal temperature [T_{opt}]; best performance [BP]; critical thermal minimum [$C_{t_{min}}$]; and critical thermal maximum [$C_{t_{max}}$]) from thermal performance curves (TPC) of Amazonian lizards. Heliothermic species are shown in bold.....**68**

Capítulo 2 – Climate changes and the vulnerability of Amazonian Lizards

Table 1. Mean values of body temperature (T_b), maximum voluntary temperature ($V_{t_{max}}$), critical thermal minimum ($C_{t_{min}}$), hours of restriction (H_r) and snout-vent length (SVL) of Amazonian lizards for each species and for heliotherms and thermoconformers; Selected Algorithm (SA); Area Under the Curve (AUC) from the Relative Operating Characteristic (ROC); and source of data. Numbers in parenthesis indicate the number of individuals tested. Species in bold are heliotherms..... **94**

Table 2. Total Occurrence Area (TOA) and percentage of expansion (+) or loss (-) of area by 2050 and 2070 for each species. Species in bold are heliotherms **96**

Resumo Geral

É previsto que o aquecimento global leve a Terra a um aumento da temperatura de até 4.8°C até o final do século XXI, o que pode afetar negativamente distribuição das espécies de lagartos, considerando que são animais ectotérmicos e dependem diretamente da temperatura do ambiente para regular a temperatura corporal (T_c). Estes animais geralmente apresentam como resposta compensatória ao estresse térmico a restrição do tempo de atividade em refúgios, para minimizar o risco de morte por superaquecimento. Acredita-se que a vulnerabilidade das espécies seja portanto inversamente proporcional à T_c e ao número de horas de restrição nos refúgios (H_r), e diretamente associada à temperatura máxima do ambiente (TMA), o que significa que qualquer lagarto, seja ele termoconformador ou heliotérmico, pode ser vulnerável às mudanças climáticas. Há pouca informação disponível na literatura em relação a biologia dos lagartos da Amazônia, apesar de ser a região mais biodiversa do mundo e abrigar cerca de 210 espécies de lagartos ao longo de sua extensão. Com isso, o primeiro capítulo do presente trabalho teve como objetivo sintetizar o conhecimento acerca da fisiologia térmica destes animais e incorporar dados inéditos de preferência térmica de algumas espécies, além de caracterizar o seu modo de termorregulação e recuperar as relações entre os caracteres. O segundo capítulo, por sua vez, analisa o status de persistência/ausência de 29 espécies de lagartos amazônicos, com projeções para 2050 e 2070, verificando se a sua vulnerabilidade está de fato associada à T_c , H_r e TMA. Quarenta e cinco estudos reportando T_c s de 62 espécies foram encontrados, e dados adicionais de T_c , bem como dados inéditos de preferência térmica, foram coletados em 13 localidades na Amazônia, abrangendo diversas fitofisionomias do bioma. Foram obtidos dados de temperatura preferencial (T_{pref}), temperaturas voluntárias mínima ($V_{t_{min}}$) e máxima ($V_{t_{max}}$) e zona de tolerância (críticos térmicos, $C_{t_{min}}$ e $C_{t_{max}}$) para 33 espécies, e dados de performance (T_{ot}) para 10 espécies. T_c , T_{pref} e $V_{t_{min}}$ apresentaram sinal filogenético fraco ($K < 1$), e todas as variáveis se correlacionam, exceto por 1) T_{ot} , que não apresenta correlação com $C_{t_{max}}$ e 2) $C_{t_{min}}$, que só se correlaciona com T_{ot} . Embora apresentem diferenças estatisticamente significativas, heliotérmicos e termoconformadores apresentam características térmicas intercaladas na escala de valores, demonstrando um *continuum* entre os extremos dos modos de termorregulação. A utilização de um modelo de distribuição que combina dados ambientais e de fisiologia para calcular a distribuição potencial atual e futura das espécies, considerando um cenário de emissão de gás carbônico realista, permitiu a

verificação do status de persistência/ausência de 29 espécies de lagartos amazônicos. Três delas, todas heliotérmicas, apresentaram uma projeção de expansão territorial até 2070. Para as demais, foi prevista uma redução de área de ocorrência, com heliotérmicos apresentando, em média, menores H_r e maiores T_c que os termoconformadores. Não foi verificado um padrão de vulnerabilidade relacionado ao modo de termorregulação, e a maioria das espécies apresentou baixas T_{cs} e/ou H_r , concordando com a hipótese que relaciona vulnerabilidade à T_c , H_r e TMA. Foi feita ainda a modelagem de outras oito espécies, porém estas apresentaram resultados controversos nos cálculos de distribuição potencial e portanto não foram incluídas nas análises de vulnerabilidade. Tais espécies estão sendo avaliadas pelos desenvolvedores do modelo para eventuais ajustes. Por fim, caso as previsões se concretizem, as altas restrições de área recuperadas pelo modelo podem refletir um elevado risco de extinção das espécies. O resultado é preocupante mesmo considerando eventuais limitações do método, e reforça a necessidade de políticas conservativas que levem em consideração os efeitos das mudanças climáticas sobre a fauna, além de mais estudos visando ampliar nosso entendimento acerca das consequências do aquecimento global.

Palavras-Chave: Amazônia, Aquecimento Global, Fisiologia térmica, Lagartos, Modelagem.

General Abstract

It is predicted that the global warming drive the Earth to an increase of temperature of almost 4.8°C by the end of the XXI century, what may negatively affects the distribution of lizards species, considering that they are ectotherms and depends directly on the environmental temperatures to regulate their body temperatures (T_b). These animals usually present as compensatory response to the thermal stress the restriction of activity time in refuges, to minimize the risk of death by overheating. It is believed that the species' vulnerability would be inversely proportional to T_b and to the number of hours of activity restriction in refuges (H_r), and directly proportional to the maximum environmental temperature (MET), what means that both heliotherm and thermoconformer lizards should be vulnerable to the climate changes. There are little information available in literature about the biology of Amazonian lizards, although it is the most biodiverse region in the world and house about 210 species of lizards among all its extension. Therefore, the first chapter of this work had as goal to synthetize the knowledge on thermal physiology of these animals and incorporate unpublished data on thermal preferences for some species, besides to characterize their thermoregulation mode and recover the phylogenetic relationships among the characters. The second chapter, in turn, analyzes the persistence/absence status of 29 species, with projections to 2050 and 2070, in order to verify if their vulnerability is in fact associated to T_b , H_r and MET. Forty-five studies reporting T_b s from 62 species were found, and additional data on T_b , as well as unpublished data on thermal preferences, were collected among 13 localities of Amazonia, encompassing several phytophysionomies of the biome. Were obtained data on preferred temperature (T_{pref}), minimum ($V_{t_{min}}$) and maximum ($V_{t_{max}}$) voluntary temperatures and tolerance zone (critical thermals, $C_{t_{min}}$ and $C_{t_{max}}$) for 33 species, and performance data (T_{opt}) for 10 species. T_b , T_{pref} and $V_{t_{min}}$ present low phylogenetic signal ($K < 1$), and all variables are correlated, with exception of 1) T_{opt} , which does not present correlation with $C_{t_{max}}$, and 2) $C_{t_{min}}$, which only correlates with T_{opt} . Although shows significant statistical differences, heliotherms and thermoconformers present thermal characters intercalated in the scale of values, demonstrating a continuum between the extreme thermoregulation modes. The use of a species distribution model that mix environmental and physiological data to calculate the potential distribution of species in the present and future, considering a realistic scenario of greenhouse gases' emissions, allows the verification of the persistence/absence status on 29 species of Amazonian lizards. Three

of them, all heliotherms, presents a projection of territorial expansion by 2070. The other 26, presents a projection of reductions in their occurrence area, with heliotherms presenting lower mean values of H_r and higher mean values of T_b than thermoconformers. Has not been verified any pattern of vulnerability related to thermoregulation mode, and the majority of the species present low T_b and/or H_r , agreeing with the hypothesis that relates vulnerability to T_b , H_r and MET. Other eight species were also modeling, but they present issues in the calculation of the potential distribution and thus were not included in the vulnerability analysis. These species are being evaluated by the model' developers to possible adjustments. Lastly, if the forecasts concretizes, the high occurrence restrictions recovered by the model can reflects a potentially high extinction risk of the species. The result is worrying, even considering the model limitations, and reinforces the need of conservation policies that take into account the effects of climate change on fauna, as well as further studies aimed to improving our understanding about the consequences of the global warming.

Key-Words: Amazonia, Global Warming, Lizards, Species Distribution Modeling, Thermal Physiology.

1. Introdução Geral

O planeta Terra sofreu diversas variações climáticas ao longo de sua existência, passando por ciclos naturais de aquecimento e resfriamento (Marengo 2006). As flutuações da órbita terrestre em relação ao sol, ou ciclo de Milankovitch, explicam variações climáticas de diferentes graus (Isla 1998), uma vez que causam variação no grau de radiação solar recebido pela Terra e a distribuição latitudinal e sazonal da mesma (Berger 1978). Essa variação afeta a temperatura, precipitação e outros aspectos do ambiente atmosférico (Bennet 1990). Apesar disso, a atividade industrial desenvolvida a partir da segunda metade do século XVIII vem afetando diretamente a variação climática natural e a concentração de gases na atmosfera, que atualmente é apontada, junto a outros fatores antropogênicos, como a maior causa do aquecimento global observado desde meados do século XX (Marengo 2006).

As previsões das mudanças climáticas causadas por atividade humana começaram em 1896, quando o químico sueco Svante Arrhenius percebeu que a quantidade de dióxido de carbono liberado para a atmosfera estava aumentando, e continuaria a aumentar caso o consumo de combustíveis fósseis se mantivesse ou se intensificasse (Chambers & Ogle 2002). Isso ocasionaria um aumento da temperatura da Terra, e embora suas descobertas não tenham apresentado grande repercussão à época, hoje é sabido que entre 1750 e 2011 o acúmulo de gás carbônico, metano e óxido nítrico na atmosfera aumentou de forma exponencial, de modo a apresentar atualmente a maior concentração destes gases na atmosfera vista nos últimos 800.000 anos (IPCC 2014).

A média de temperatura global subiu 0,85°C de 1880 a 2012, sendo as últimas três décadas consideradas as mais quentes desde 1850 (IPCC 2014). Não coincidentemente, 50% do gás carbônico acumulado na atmosfera atualmente foi emitido nos últimos 40 anos (IPCC 2014). Para o final do século XXI, a previsão é de que haja ainda outro aumento de temperatura da Terra por conta da emissão de gás carbônico, podendo chegar a 2°C num cenário mais brando e a 4,8°C num cenário mais pessimista (IPCC 2014).

As mudanças climáticas ameaçam a biodiversidade global, podendo levar à extinção de diversas espécies (Bellard *et al.* 2012; Hof *et al.* 2011; Sinervo *et al.* 2010). Nos trópicos esta ameaça parece maior (Tewksbury *et al.* 2008), uma vez que a temperatura é mais homogênea e, portanto, há uma baixa sobreposição de temperaturas

em altitudes distintas, acarretando num aumento no custo de dispersão através do gradiente climático e num baixo fluxo gênico entre as populações, ao contrário de regiões temperadas cuja sazonalidade garante uma sobreposição de temperaturas em diferentes altitudes e conseqüente custo reduzido de dispersão e alto fluxo gênico entre as populações (Janzen 1967). A proposta de Janzen (1967) foi bastante discutida na literatura (Addo-Bediako *et al.* 2000; Hoffman *et al.* 2003; Ghalambor *et al.* 2006) e, apesar da sua complexidade, vários de seus pressupostos e conclusões parecem corretos.

Os impactos das mudanças climáticas em populações biológicas começaram a ser abordados com a elucidação do papel das variações climáticas na retração geográfica das espécies (Grinnell 1917). No norte da Europa, observações quanto à sensibilidade de insetos às altas temperaturas registradas na primavera e verão foram documentadas desde a primeira metade do século XX (Ford 1945; Kaisila 1962; Uvarov 1931), enquanto que para pássaros as mudanças na abundância de espécies e alterações na distribuição geográfica foram bem documentadas durante os períodos de aquecimento de 1930-1940 (Kalela 1949; Kalela 1952; Salomonsen 1948), e aquecimento/resfriamento de 1950-1960 (Burton 1975; Heath 1974; Williamson 1975). Os primeiros estudos extensos que tratam a variabilidade climática como direcionador da evolução populacional datam da década de 1940 (Dobzhansky 1943; 1947), e com o passar do tempo foram explorados temas como eventos únicos de intensificação climática, tolerância fisiológica, relação entre variáveis climáticas e distribuição de espécies, e relação entre características climáticas e mudanças na distribuição, fenologia, genética e comportamento das espécies através do tempo (Parmesan 2006).

Atualmente, sabe-se que eventuais mudanças climáticas podem levar os organismos a apresentarem diferentes respostas compensatórias (Paranjpe *et al.* 2013), conforme a escala temporal e o tamanho, mobilidade e longevidade do organismo. Alterações climáticas podem levar os animais a se dispersarem para ambientes mais favoráveis, bem como a ajustarem-se comportamental ou fisiologicamente, ou a adaptarem-se ao longo de gerações (Paranjpe *et al.* 2013). Quando a população é incapaz de apresentar respostas compensatórias suficientes para mitigar os efeitos das mudanças climáticas, ela acaba por entrar em colapso demográfico e se extinguir (Sinervo *et al.* 2010, Hoffman & Sgró 2011, Paranjpe *et al.* 2013). Desta forma, as respostas dos organismos às pressões seletivas geradas pelas mudanças climáticas dependem, a curto

prazo, da força da pressão seletiva e da estratégia disponível para a população lidar com a pressão e, a longo prazo, do potencial plástico e evolutivo da população, de modo a adaptar-se às novas condições (Angilletta *et al.* 2006, Hoffman & Sgró 2011, Paranjpe *et al.* 2013). Portanto, fisiologia térmica, ecologia e condições climáticas gerais são fatores cruciais para definir a distribuição das espécies e a variação espacial da diversidade na Terra (Addo-Bediako *et al.* 2000; Gaston *et al.* 2009; Sunday *et al.* 2011) e, conseqüentemente, prever os impactos biológicos das mudanças climáticas em populações naturais (Huey & Slatkin 1976; Buckley 2008)

Lagartos são animais ectotérmicos e dependem diretamente da temperatura do ambiente para regularem sua temperatura corporal (T_c). Esta, por sua vez, influencia tanto a fisiologia como o comportamento do animal, uma vez que afeta o desempenho de diversos processos metabólicos, tais como funções cardiovasculares (Baker & White 1970), digestão (Harlow *et al.* 1976), reprodução (Light 1966) e desempenho locomotor (Crowley 1985, Hertz *et al.* 1983; Stevenson *et al.* 1985). Por este motivo, a manutenção da T_c dentro dos limites adequados é essencial para a sobrevivência destes organismos e possui um alto grau de complexidade (Bogert 1949; Bogert 1959), apresentando diversos mecanismos, como a termorrecepção (capacidade do animal de perceber o ambiente térmico a sua volta), controle hormonal e alterações no metabolismo (Seebacher & Franklin 2005). As espécies podem desenvolver diferentes limites fisiológicos de acordo com o ambiente em que se encontram (Scheffers *et al.* 2014), o que faz com que a variação da temperatura do ambiente ou dos microhabitats da espécie ao longo de sua distribuição influencie suas respostas comportamentais e fisiológicas (Withers 1992).

A forma com que os ectotérmicos desempenham suas funções fisiológicas básicas em diferentes temperaturas é usualmente medida através de curvas de performance térmica (Huey & Stevenson 1979), que especificam a performance do indivíduo relativa a uma variável fisiológica através de um gradiente de temperaturas corporais, fornecendo estimativas objetivas da temperatura ótima de performance (T_{ot}), da faixa de temperatura em que o animal possui um gradiente de performance superior a 80% do ótimo e dos limites térmicos da espécie, ou extremos de temperatura que delimitam a performance do animal (CT_{min} e CT_{max} , Huey & Kingslover 1989).

Muitos lagartos da região neotropical são termoconformadores, que vivem em constante sombreamento e apresentam T_c como reflexo do ambiente (Ruibal 1961, Huey

& Slatkin 1976, Huey 1982), embora possam apresentar certo grau de termorregulação ativa, resultando em uma T_c um pouco acima da temperatura do ar e do substrato (Vitt *et al.* 1998). Lagartos heliotérmicos, por sua vez, se expõem diretamente ao sol para termorregular ativamente, apresentando mecanismos comportamentais que lhes permitem alcançar temperaturas corporais mais altas (Heatwole & Taylor 1987). Em campo, os lagartos são usualmente vistos ativos em temperaturas corporais características (T_c), e comumente se assume que tais temperaturas representam sua preferência térmica real (Licht *et al.* 1966). Apesar disso, experimentos em laboratório mostram que a T_c de lagartos tropicais observada em campo frequentemente excede a T_c preferencial (T_{pref}) observada em testes com gradientes térmicos (DeWitt 1967, Du 2000). Em geral, tais temperaturas observadas em campo estão próximas ao limite térmico superior das espécies, os quais podem ser excedidos nas próximas décadas com o aquecimento global (Hoffman & Sgró 2011).

Em caso de estresse térmico, os heliotérmicos podem apresentar diversas estratégias comportamentais para se adequarem ao ambiente, incluindo mudança postural para alterar a área exposta às fontes de calor (Bartholomew 1966; DeWitt 1967; Heath 1965) e alternância entre os microambientes disponíveis para modificar o fluxo de calor ao qual o animal está se submetendo (Hammel *et al.* 1967; Heath 1965). Termoconformadores não utilizam tais estratégias com tanta frequência, uma vez que possuem a T_c como reflexo do microambiente, não se expondo constantemente a áreas abertas com incidência solar direta (Ruibal 1961, Huey 1982). Apesar dessa limitação, heliotérmicos e termoconformadores compartilham, como estratégia para períodos de estresse térmico, a regulação do tempo de atividade em refúgios mais frios para minimizar o risco de morte por superaquecimento (Heatwole *et al.* 1969, Sinervo *et al.* 2010). Mesmo sendo efetiva, a estratégia pode ter um efeito negativo sobre a população, uma vez que as horas de restrição (H_r) limitam o forrageio, restringindo funções metabólicas dispendiosas e assim minando as taxas de crescimento populacional (Sinervo *et al.* 2010). Sendo assim, mesmo com as diferenças térmicas entre heliotérmicos e termoconformadores, o risco de extinção das espécies não está relacionado ao modo de termorregulação, estando na verdade mais relacionado às adaptações térmicas. Neste sentido, baixas T_{cs} , baixas H_r e altas temperaturas máximas ambientais (TMA) poderiam aumentar significativamente o risco de extinção das populações locais de lagartos, o que

significa que ambos, heliotérmicos e termoconformadores, podem ser vulneráveis às mudanças climáticas (Sinervo *et al.* 2010).

Sinervo *et al.* (2010) elaboraram um modelo estatístico de distribuição de espécies que combina dados de ecologia e fisiologia das espécies para calcular a sua distribuição potencial atual e futura, considerando dados ambientais e diferentes cenários de emissão de gás carbônico. Este modelo vem sendo aperfeiçoado por uma rede de pesquisadores ao redor do mundo, da qual faço parte, com o intuito de se determinar a vulnerabilidade e potencial risco de extinção de diferentes grupos de organismos em decorrência do aquecimento global, de modo a tornar possível compreender os aspectos da ecologia e fisiologia dos organismos frente ao cenário das alterações climáticas e gerar subsídios para sua conservação em escala global. A rede de pesquisadores está associada ao projeto internacional “Quantifying climate-forced extinction risks for lizards, amphibians, fishes, and plants” (National Science Foundation), coordenado pelo Dr. Barry Raymond Sinervo (Universidade da Califórnia, Santa Cruz), e, no Brasil, ao projeto “Quantificação dos riscos de extinção induzida pelo clima em anfíbios, lagartos e plantas do Brasil” (CNPq PVE 71/2013), coordenado pelo Dr. Guarino Rinaldi Colli (Universidade de Brasília). Por utilizar dados de ecologia e fisiologia dos organismos, o modelo promete gerar previsões mais precisas em relação aos modelos de distribuição tradicionais, que utilizam apenas dados ambientais e coordenadas geográficas.

A Floresta Amazônica situa-se na região equatorial e possui uma área estimada de 8 milhões de quilômetros quadrados ao longo de nove países da América do Sul (Eva *et al.* 2005). É a região de maior biodiversidade do planeta, abrigando cerca de 10% da biodiversidade mundial (Silva *et al.* 2005). Cerca de 210 espécies de lagartos são conhecidas para a região, mas apesar de sua grande extensão e do elevado número de espécies, pouco se sabe sobre a biologia dos lagartos amazônicos. Há pouca informação disponível na literatura quanto a dados de T_c e nenhuma em relação a temperatura preferencial ou temperatura ótima, o que limita o entendimento acerca da fisiologia térmica destes animais e dificulta melhores estimativas em relação a maneira com que esta fauna será afetada pelas mudanças climáticas. Isto impede que medidas conservacionistas sejam tomadas, uma vez que se ignora a situação das espécies no cenário atual de alterações climáticas.

Desta forma, o primeiro capítulo do presente trabalho teve como objetivo sintetizar os dados de fisiologia térmica das espécies de lagartos amazônicos disponíveis na literatura, caracterizando seu modo de termorregulação e incorporando dados inéditos de performance e temperatura preferencial para algumas espécies, além de recuperar as relações filogenéticas entre os caracteres ao estimar seu sinal filogenético, definido como a não-independência estatística entre os valores das características das espécies, devido a sua relação filogenética (Revell *et al.* 2008). Ele foi elaborado em formato de artigo científico, o qual será submetido para a revista *Journal of Thermal Biology* (Qualis A2), em janeiro de 2017.

O segundo capítulo, por sua vez, analisa o status de presença/ausência de 29 espécies de lagartos amazônicos, com projeções para 2050 e 2070, testando a hipótese de Sinervo *et al.* (2010), que associa a vulnerabilidade das espécies à T_c , H_r e TMA, e não ao modo de termorregulação, como proposto por Huey *et al.* 2009. Ele foi elaborado em formato de artigo científico, o qual considera-se submeter para as revistas *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *Global Ecology and Biogeography* (ambas Qualis A1) ou *Physiological and Biochemical Zoology* (Qualis A2), até maio de 2017. Foram detectados problemas nos resultados da modelagem de algumas espécies, que portanto não foram incluídas aqui, devido à necessidade de revisão. Tais problemas estão discriminados mais adiante na metodologia, no subitem Aplicabilidade do Modelo.

2. Metodologia

Foram encontrados 45 estudos reportando T_{cs} de 62 espécies em doze famílias de lagartos amazônicos. Dados adicionais de T_c foram coletados entre 1993 e 1999 em seis localidades de floresta de terra firme da Amazônia: Estación Biológica de la Pontificia Universidad Católica de Quito, localizada a uma elevação de 260m na Reserva de Produccion Faunistica Cuyabeno (0°0'N, 76°10'S), em Sucumbios, Equador; Bacia do Rio Juruá, há aproximadamente 5km ao norte de Porto Walter, Acre (8°15'S, 72°46'W); Rio Ituxi, no sudoeste do Amazonas (8°20' S, 65°43'W); Rio Formoso, no Parque Estadual Guajará-Mirim, Rondônia (10°55'S, 64°42'W); Sul de Manaus e do rio Amazonas (3°20'S, 59°4'W); e Agropecuária Treviso LTDA, próximo ao Rio Curuá-Una, aproximadamente 101km ao sul e 18 a leste de Santarém, Pará (3° 9' S, 54° 50'W);

e uma localidade de savana amazônica, ao sul da área de Lavrado, há 12km ao noroeste de Caracá, em Roraima ($2^{\circ}50'N$, $60^{\circ}40'W$). Medidas de T_c dos lagartos foram feitas a partir de um termômetro cloacal de registro rápido (Miller-Weber. $0.2^{\circ}C$ de acurácia). Dados de preferência térmica e performance foram coletados entre 2014 e 2016 em nove expedições para cinco localidades de floresta de terra firme da Amazônia: uma expedição para a Floresta Nacional do Amapá, Ferreira Gomes, Amapá ($0^{\circ}55'N$, $51^{\circ}36'W$), durante a estação seca; duas expedições para a Floresta Nacional de Caxiuanã, Portel, Pará ($1^{\circ}27'S$, $51^{\circ}17'W$), uma na estação seca e outra na estação chuvosa; três expedições para a Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas ($2^{\circ}57'S$, $59^{\circ}55'W$), todas durante a estação seca, uma expedição para Los Amigos Biological Station, Madre de Dios, Peru ($12^{\circ}34'S$, $70^{\circ}6'W$), durante a estação seca; e uma expedição para Yasuni National Park, Quito, Equador ($1^{\circ}5'S$, $75^{\circ}55'W$), durante a estação seca; além de uma expedição para uma localidade do ecótono Amazônia-Cerrado, o Centro de Pesquisas Canguçu, Pium, Tocantins ($9^{\circ}56'S$, $49^{\circ}47'W$), durante a estação seca (Fig. 1).

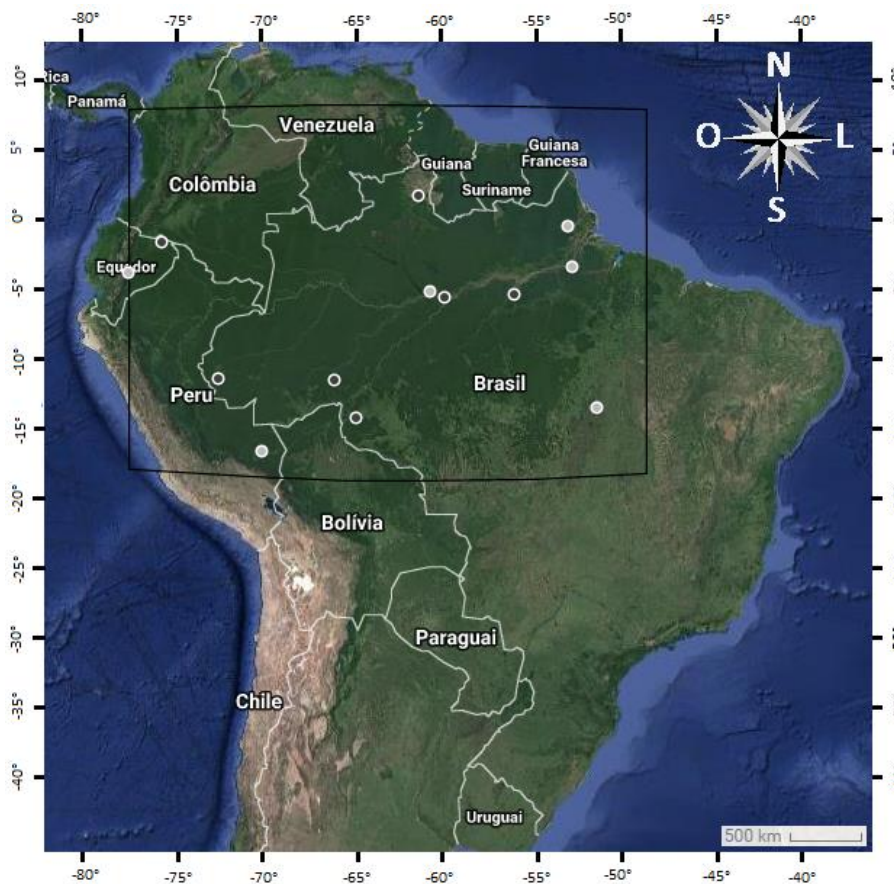


Fig. 1. Pontos de amostragem de temperatura corporal (T_c) de lagartos entre 1993 e 1999 (cinza escuro) e de amostragem de preferência térmica e performance de lagartos entre 2014 e 2016 (cinza claro). Polígono representa a área total da Amazônia.

As expedições tiveram um período mínimo de cinco dias (Los Amigos e Yasuni) e máximo de 25 dias (FLONA Caxiuanã, estação chuvosa). Exceto por Los Amigos e Yasuni, foram instalados sensores de temperatura (HOBO 2x External Temperature Data Logger) na mata e em áreas abertas, com o intuito de se obter dados de temperatura operativa dos animais (T_{op}), ou a temperatura do local em que o organismo se mantém em atividade. As temperaturas foram medidas a cada dois minutos durante aproximadamente 15 dias por localidade, e a T_{op} foi considerada a média das temperaturas obtidas por hora do dia para cada HOBO instalado. Cada HOBO apresenta duas sondas, que foram posicionadas de modo que uma delas sofresse o máximo de incidência luminosa possível e a outra o mínimo, permitindo a estimativa do número de horas que os lagartos podem se manter em atividade tanto nas manchas de sol quanto nas áreas com cobertura vegetal.

A captura dos lagartos foi feita através dos métodos de busca ativa e armadilhas. O primeiro método consiste na procura ativa dos indivíduos em campo, e para se coletar o maior número de indivíduos e espécies diurnas possível, a estratégia de coleta foi abranger diferentes microambientes potencialmente ocupados pelas espécies, verificando a serapilheira, tocas e troncos de árvores, no período entre 08:00 e 17:00h. Espécies noturnas foram eventualmente coletadas nas estações de trabalho, embora não fossem o foco da amostragem. O tempo de coleta e a dimensão da área amostrada variaram por localidade, de acordo com a infraestrutura local e equipe disponível. Foram dois tipos de armadilhas: para captura de lagartos de área fechada, foram instaladas armadilhas de interceptação e queda (pitfalls) (Fig. 2^a) na mata, dispostas em linhas distantes pelo menos 50m entre si e compostas por quatro baldes de 30 litros posicionados a 8m um do outro (Cechin & Martins 2000). Em áreas abertas, foram instaladas armadilhas de funil (Fig. 2B), com aberturas de ambos os lados e uma isca em seu interior, de modo a atrair o animal para dentro da armadilha, onde ele é capaz de entrar, mas não de sair. As revisões dos pitfalls ocorreram diariamente às 9:00 e às 15:00h, enquanto que as dos funis ocorreram às 11:00, 12:00, 13:00 e 14:00h.



Fig. 2. Armadilhas de interceptação instaladas na mata para captura de lagartos. A) Armadilha de interceptação e queda (Pitfall); B) Funil.

Os lagartos capturados foram armazenados individualmente em potes de plástico com furos na tampa para entrada de ar e papel umedecido para evitar desidratação (Fig. 3). Os animais foram mantidos em cativeiro por um período médio de três dias, sem acesso a comida e com intervalos entre os testes de ao menos quatro horas.



Fig. 3. Potes de plástico para armazenamento dos indivíduos durante o período de experimentação. Furos na tampa permitem a entrada de ar e papel umedecido em seu interior evita que o animal se desidrate.

Todos os testes foram feitos durante o horário de atividade da espécie, conforme verificado na literatura ou de acordo com o horário de coleta dos animais (Hertz *et al.* 2013). Todos os lagartos foram pesados e medidos da ponta do focinho até a cloaca

(comprimento rostro-cloacal; CRC). Após o encerramento dos testes, os indivíduos que sobreviveram foram liberados nos pontos em que foram capturados na mata, enquanto que os indivíduos que morreram durante os experimentos foram fixados (Auricchio & Salomão 2002) e depositados em coleções herpetológicas (Coleção Herpetológica Oswaldo Rodrigues da Cunha, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém/PA; Coleção de Anfíbios e Répteis do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus/AM; Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília, Brasília/DF; Reptiles and Amphibians Collection from Monte L. Bean Life Science Museum, Provo/Utah, Estados Unidos; e Colección Científica de Anfíbios y Reptiles del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, San Marcos/Lima, Peru).

Preferência térmica e intervalo de T_c voluntária foram obtidas em compartimentos de madeira compensada de 1.5m x 0.35 x 0.4m (comprimento x largura x altura), onde os lagartos foram alojados individualmente (Fig. 4A) (Paranjpe *et al.* 2012). Um gradiente térmico variando em média de 15°C a 40° foi criado em cada compartimento através da utilização de uma lâmpada de aquecimento (100W) em uma extremidade e gelo na outra extremidade. Indivíduos com CRC inferior a 22mm foram alojados em uma estrutura adaptada, construída a partir de potes plásticos com substrato arenoso, de 0.3m x 0.08m x 0.05m, cujas lâmpadas foram substituídas por fitas de aquecimento que permitem uma amplitude de gradiente térmico de 15°C a 30°C (Fig. 4B). A T_c dos lagartos alojados na estrutura foi monitorada continuamente com a utilização de termômetros infravermelho digitais, totalizando 25 medições em intervalos de 3 a 5 minutos. A T_{pref} refere-se à média aritmética destas temperaturas, e o intervalo de temperaturas voluntárias refere-se à média dos limites superior (VT_{max}) e inferior (VT_{min}) destas temperaturas (Kubisch *et al.* 2016). Todos os animais coletados passaram pelo teste de temperatura preferencial e em seguida foram aleatoriamente selecionados para fazer os testes de zona de tolerância e de performance locomotora, conforme sua numeração de coleta.

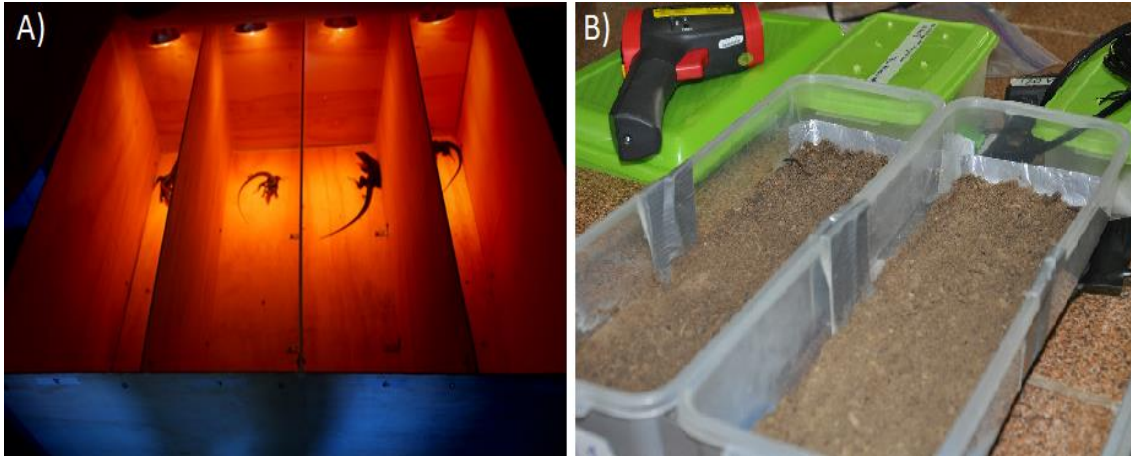


Fig. 4. Gradiente térmico criado em laboratório para testes de preferência térmica. A) Compartimentos para indivíduos com CRC superior a 22mm B) Compartimentos para indivíduos com CRC inferior a 22mm.

A T_{ot} e a zona de tolerância térmica foram obtidas por experimentos que manipulam a T_c dos lagartos, de modo a alcançarem desde temperaturas extremas (limites térmicos críticos) até temperaturas ideais para sua performance. Para medir a temperatura ótima, foram feitos experimentos de desempenho locomotor, o qual pode ser limitado tanto pela cinesse contrátil muscular durante as corridas de velocidade/sprint (Bennett 1984; Marsh 1990), quanto pela capacidade de transporte de oxigênio nas corridas de distância/endurance (Bennett 1982; Fry 1947), e está envolvido no escape de predadores, na captura das presas e busca de companheiros para reprodução (Irschick & Garland 2001). O experimento consistiu em corridas de distância efetuadas em diferentes temperaturas em pistas circulares adaptadas de Bennet (1980), de quatro metros de circunferência para indivíduos com CRC superior a 50mm (Fig. 5A) e um metro de circunferência para indivíduos com CRC igual ou abaixo de 50mm (Fig. 5B).

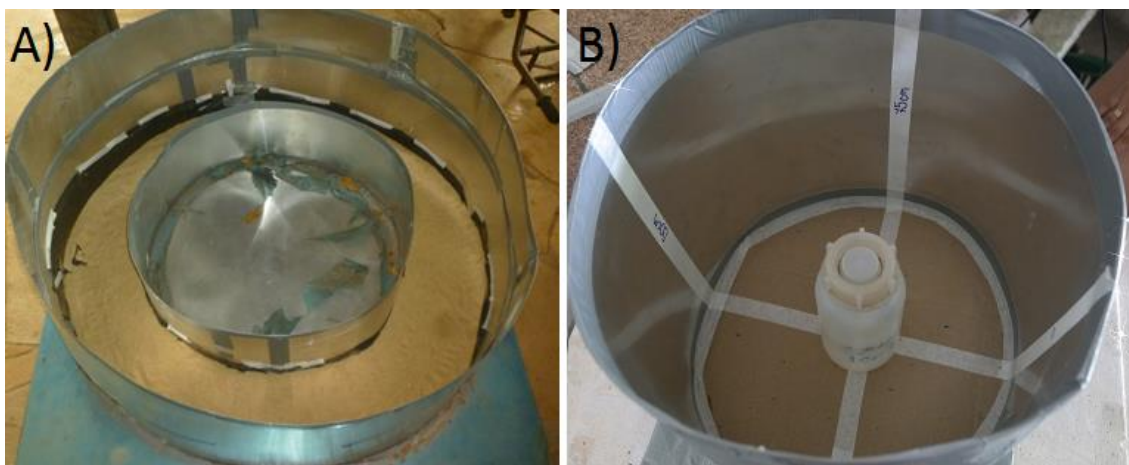


Fig. 5. Pista de corrida para testes de desempenho locomotor. A) Pista para indivíduos com Comprimento rostro-cloacal (CRC) superior a 50mm B) Pista para indivíduos com CRC inferior a 50mm.

A pista maior foi construída a partir de uma base de compensado de madeira de 6mm de espessura e parede de aço inox com 60cm de altura e 0.6mm de espessura, enquanto que a pista menor foi construída a partir de uma base de papelão e parede de aço inox com 30cm de altura e 0.6mm de espessura. Ambas as pistas receberam substrato arenoso para fornecer maior estabilidade ao animal durante a corrida, e foram demarcadas a cada metro na pista maior e a cada 0.25m na pista menor. Lagartos heliotérmicos típicos foram estimulados a correr em sete temperaturas distintas (15°, 20°, 25°, 30°, 35°, 40°, 43°C), enquanto termoconformadores e heliotérmicos de floresta foram estimulados a correr em quatro temperaturas (20°, 25°, 30° e 35°C). Tais faixas de temperatura foram obtidas a partir de testes preliminares de crítico térmico mínimo e máximo. O estímulo à corrida se deu através da perseguição manual do animal a partir do seu ponto de partida. O teste foi encerrado quando o indivíduo chegou à estafa, considerada o ponto em que o animal não mais apresenta resposta locomotora ao ser posicionado em decúbito dorsal e perde a capacidade de se desvirar (Fig. 6). Ao final do teste, verificou-se o tempo de corrida e a distância percorrida, e com isso foi possível calcular a performance do indivíduo através da divisão da distância (em metros) pelo tempo (em segundos). A temperatura em que o animal apresenta a melhor performance foi considerada a sua T_{ot} , a qual fornece uma base para avaliar a significância mecânica da T_c e da T_{pref} (Dawson 1975).



Fig. 6. Posição de decúbito dorsal para verificação de ausência de resposta locomotora após testes de tolerância térmica e desempenho locomotor.

A zona de tolerância térmica, por sua vez, define os extremos de temperatura que limitam a curva de performance térmica, fornecendo a faixa de temperatura dentro da qual o animal pode sobreviver ou manter qualquer tipo de atividade (Angilletta *et al.* 2002). É a estatística descritiva reportada com mais frequência e está relacionada ao conceito de adaptação de resistência, ou adaptação da viabilidade dos organismos expostos a temperaturas extremas (Christophersen & Precht, 1953). Tais extremos são definidos como “pontos térmicos em que as atividades locomotoras se tornam desorganizadas e o animal perde sua habilidade de escapar de condições que prontamente o levarão à morte” (Cowles & Bogert 1944), e são chamados de crítico térmico mínimo e máximo (CT_{min} e CT_{max}). O experimento para se estimar o CT_{min} ocorreu a partir do posicionamento do lagarto em uma câmara de resfriamento feita com gelo (Fig. 7A), sua T_c foi monitorada a cada minuto, até o momento em que o animal não apresentou mais resposta locomotora ao ser posicionado em decúbito dorsal. A temperatura medida neste momento é considerada o CT_{min} . Para estimativa do CT_{max} , o indivíduo foi posicionado em uma câmara de aquecimento feita com água aquecida (Fig. 7B), e o procedimento de manipulação térmica ocorreu conforme o procedimento para cálculo do CT_{min} . Os CT_{min} e CT_{max} considerados para cada espécie são resultado da média aritmética dos CT_{min} e CT_{max} de todos os indivíduos testados para cada espécie.

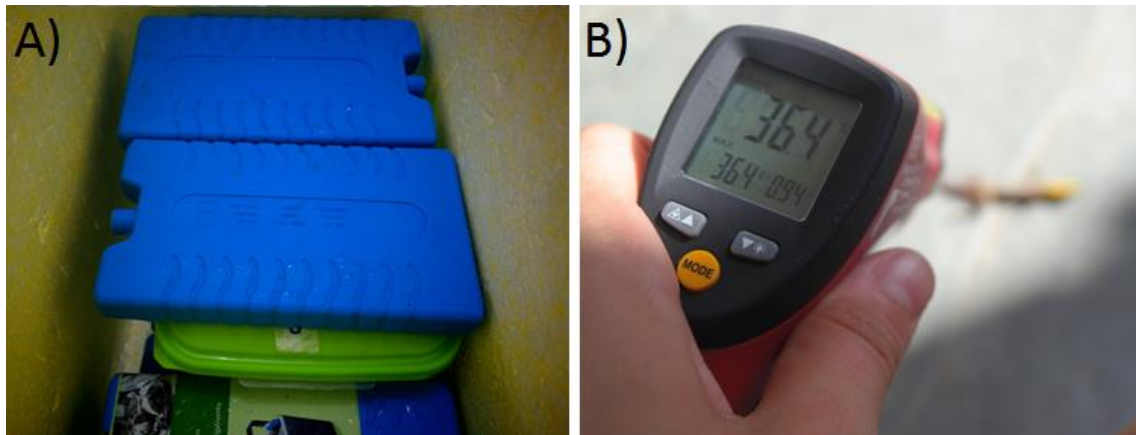


Fig. 7. Testes para definição da zona de tolerância térmica. A) Câmara de resfriamento para definição do Crítico térmico mínimo ($C_{t_{min}}$) B) Aquecimento ao sol para definição do Crítico térmico máximo ($C_{t_{max}}$).

Dados de distribuição geográfica utilizados na modelagem do status de vulnerabilidade e eventual risco de extinção local das espécies foram obtidos através de revisão bibliográfica e em coleções herpetológicas, tais quais a Coleção Herpetológica Oswaldo Rodrigues da Cunha, MPEG, Belém/PA, Coleção de Anfíbios e Répteis do INPA, Manaus/AM e Coleção Herpetológica da UNB, Brasília/DF. Dados ambientais para o presente e para cenários futuros (2050 e 2070) foram obtidos através do WorldClim Database (Hijmans *et al.* 2005), na resolução de 2.5 arco-minutos. As previsões fundamentaram-se no cenário de emissão de gás carbônico descrito como mais otimista (RCP45) entre dois cenários intermediários considerados pelo IPCC (2014), e baseado em fatores como tamanho populacional, atividade econômica, estilo de vida, uso energético, padrões de utilização da terra, tecnologia e política climática. Neste cenário, o aumento da temperatura global até o final do século XXI pode variar entre 1.1 e 2.6°C.

Todas as análises estatísticas foram efetuadas em ambiente R 3.3.1 (R Development Core Team, 2012). A dependência entre as variáveis foi analisada por regressão simples e análise de variância (ANOVA One-Way). As premissas de normalidade e homogeneidade da variância para procedimentos paramétricos foram verificadas usando testes de Shapiro e Levene, respectivamente. O sinal filogenético foi calculado baseado na métrica K, que mede a força do sinal filogenético comparando-o com uma expectativa analítica baseada na estrutura da árvore (topologia e comprimento dos ramos, sendo aqui utilizada a topologia proposta por Zheng & Wiens 2016) e assumindo modelo evolutivo de movimento browniano (Bloomerg *et al.* 2003). Uma

evolução por movimento browniano significa que a variância entre as espécies se acumula proporcionalmente a seu tempo de evolução independente, o qual é medido pelo comprimento dos ramos que as separa (Felsenstein 1985, 2004).

As curvas de performance térmica foram geradas a partir do GAMM (Generalized Additive Mixed Model), que por meio da regressão não-paramétrica modela efeitos covariantes permitindo a adição de efeitos aleatórios à variável resposta aditiva (Lin 1999). Os critérios utilizados na seleção do modelo foram o Critério de Informação de Akaike (AIC), que mede a qualidade do ajuste e a complexidade do modelo, e o Critério de Informação Bayesiana (BIC), onde o número de observações também é levado em consideração (Zuur *et al.* 2009). Foram testadas diversas estruturas de correlação para selecionar a melhor curva, como estruturas de correlação temporal (processo de auto-regressão (corAR1), processo de auto-regressão contínuo (corCAR1) e processo de auto-regressão com média móvel (corARMA)) e estruturas de correlação residual espacial (correlação espacial de Gaussian (corGaus), correlação espacial exponencial (corExp), correlação espacial quadrático-racional (corRatio) e correlação espacial esférica (corSpher)). A melhor estrutura de correlação foi selecionada considerando os menores valores de AIC e BIC fornecidos (Zuur *et al.* 2009).

Para a modelagem do status vulnerabilidade das espécies, foram utilizados dados da literatura de T_c de 20 espécies, e dados de $V_{t_{max}}$ e $C_{t_{min}}$ de outras 17 espécies (Tabela 1). Para calcular as H_r s das espécies, a T_{op} foi associada a $V_{t_{max}}$ e $C_{t_{min}}$ de cada espécie. Para espécies que não tinham estes dados disponíveis, foi utilizado T_c ao invés de $V_{t_{max}}$ e um valor padrão de 10°C ao invés de $C_{t_{min}}$, calculado a partir da média de todos os $C_{t_{min}}$ disponíveis. Foi considerado como H_r o cumulativo de horas em que a T_{op} excedeu a $V_{t_{max}}$ ou T_c , e tal característica foi calculada através da regressão logística generalizada, conhecida como curva de Richards, que apresenta um parâmetro que viabiliza a definição das curvas de modo a ser possível comparar tratamentos úteis (Richards 1959), permitindo que o ponto de inflexão da curva fique em qualquer valor entre a assíntota mínima e máxima (Birch 1999).

Para o cálculo do status de vulnerabilidade das espécies, foi utilizado um modelo de distribuição que descreve as relações entre espécie e ambiente, considerando variáveis ecológicas e ambientais para fazer projeções futuras sob o cenário mais realístico para as mudanças climáticas (Thuiller *et al.* 2016). O modelo considera como variáveis

informativas a $V_{t_{max}}$ (ou T_c), $C_{t_{min}}$ (ou o valor padrão de 10°C), o modo de termorregulação e o CRC, e foi rodado através do pacote *Biomod2* (Thuiller *et al.* 2016), utilizando uma abordagem bioclimática, onde foram utilizadas como variáveis preditoras o intervalo de temperatura médio diurno (Bio2), a sazonalidade da temperatura (Bio4), a temperatura máxima do mês mais quente (Bio5), a precipitação anual (Bio12), a precipitação do trimestre mais úmido (Bio16), a precipitação do trimestre mais quente (Bio18) e a precipitação do trimestre mais frio (Bio19) (Hijmans *et al.* 2005). Foi adotada a premissa geral de que o melhor indicador dos requerimentos climáticos de uma espécie é seu nicho realizado, ou distribuição atual, assumindo que os nichos são conservativos ao longo do tempo.

Tabela 1. Dados de Tamanho corporal (Comprimento Rostro-Cloacal, CRC), Temperatura corporal (T_c), Temperatura voluntária máxima ($V_{t_{max}}$) e Crítico térmico mínimo ($C_{t_{min}}$), por espécie, conforme o capítulo 1 do presente trabalho. Número de indivíduos testados em parênteses.

Espécie	CRC			
	(mm)	T_b	$V_{t_{max}}$	$C_{t_{min}}$
<i>Alopoglossus angulatus</i>	49.0	27.3 (10)	-	9 (2)
<i>Alopoglossus atriventris</i>	53.0	28.2 (12)	-	-
<i>Arthrosaura kockii</i>	30.3	-	27.3 (44)	10.1 (29)
<i>Arthrosaura reticulata</i>	50.7	-	25.0 (45)	8.6 (19)
<i>Cercosaura argulus</i>	34.5	29.0 (13)	-	-
<i>Cercosaura eigenmanni</i>	45.5	29.7 (20)	-	-
<i>Cercosaura oshaughnessyi</i>	37.4	29.5 (13)	-	-
<i>Chatogekko amazonicus</i>	20.4	-	25.0 (119)	9.4 (37)
<i>Cnemidophorus cryptus</i>	65.4	-	28.3 (42)	8.4 (21)
<i>Cnemidophorus gramivagus</i>	56.0	37.6 (42)	-	-
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	64.2	37.6 (96)	-	-
<i>Copeoglossum nigropunctatum</i>	92.5	-	30.3 (28)	10.9 (21)
<i>Crocodylurus amazonicus</i>	220.0	31.2 (30)	-	-
<i>Dactyloa punctata</i>	77.9	29.2 (32)	-	8 (2)
<i>Dactyloa transversalis</i>	76.5	29.0 (12)	-	10.6 (2)
<i>Gonatodes hasemani</i>	40.0	30.6 (22)	-	-
<i>Gonatodes humeralis</i>	36.7	-	27.0 (221)	8.5 (68)
<i>Kentropyx altamazonica</i>	85.0	36.0 (66)	-	-
<i>Kentropyx calcarata</i>	100.8	-	34.6 (48)	12.3 (27)

<i>Kentropyx striata</i>	91.6	35.7 (111)	-	-
<i>Leposoma guianense</i>	28.5	-	27.9 (25)	10.4 (15)
<i>Leposoma osvaldoi</i>	29.6	-	27.2 (11)	9.9 (9)
<i>Leposoma percarinatum</i>	32.3	-	25.8 (36)	9.3 (20)
<i>Norops auratus</i>	43.9	33.9 (36)	-	-
<i>Norops fuscoauratus</i>	43.6	-	27.7 (154)	8.4 (61)
<i>Norops ortonii</i>	44.0	-	28.7 (15)	9.7 (4)
<i>Norops planiceps</i>	55.7	-	29.3 (16)	9.6 (11)
<i>Norops scypheus</i>	-	27.3 (10)	-	-
<i>Norops tandai</i>	-	27.7 (33)	-	-
<i>Norops trachyderma</i>	53.1	27.8 (31)	-	-
<i>Plica plica</i>	109.1	-	27.7 (23)	9.3 (17)
<i>Plica umbra</i>	85.0	-	28.0 (22)	11.2 (16)
<i>Tretioscincus agilis</i>	52.2	-	28.9 (16)	11.1 (11)
<i>Tropidurus hispidus</i>	96.8	34.2 (130)	-	13.2 (2)
<i>Tupinambis teguixin</i>	362.1	33.2 (11)	-	17.1 (1)
<i>Uracentron flaviceps</i>	107.3	31.2 (22)	-	-
<i>Uranoscodon superciliosus</i>	108.9	-	29.5 (7)	11.3 (5)

Foram utilizados quatro algoritmos para seleção daquele com melhores valores de significância através de curvas ROC (*Relative Operating Characteristic*: ANN (*Artificial Neural Networks*), GAM (*Generalized Additive Model*), GBM (*Geometric Brownian Motion*) and GLM (*Generalized Linear Model*). As curvas ROC foram obtidas ao plotar a sensibilidade (taxa de verdadeiros positivos ou ausência de erro de omissão) no eixo Y e o valor 1 – especificidade (taxa de falso positivo ou o erro de sobreprevisão) para todos os possíveis limites de corte (Giannini *et al.* 2012). Estas curvas permitem o cálculo da área sob a curva (AUC), que fornece a medida da capacidade discriminatória do modelo, permitindo interpretar seu resultado como a probabilidade do modelo prever corretamente a presença e a ausência de dois pontos selecionados aleatoriamente (Fielding & Bell, 1997; Giannini *et al.* 2012).

Foi utilizado um valor padrão de 1000 pontos de pseudo-ausência para assegurar a acurácia do modelo e gerar os mapas de distribuição (Lobo & Tognelli 2011). A delimitação da área de ocorrência atual foi feita considerando dados de altitude obtidos através do WorldClim (Hijmans *et al.* 2005), e o número de pontos de ocorrência (NPO) foi definido considerando uma distância mínima de 2km entre os pontos. Os mapas foram

cortados no polígono de latitudes e longitudes que envolvem toda a extensão da Amazônia (8, -48; 8, -78; -14,-48; -14,-78; latitude, longitude), para torna-los mais informativos de acordo com o objetivo do trabalho. Foram excluídas áreas para as quais as espécies são incapazes de se expandir por apresentarem habitats inadequados ou barreiras biogeográficas que impedem sua migração. Estas áreas foram selecionadas por espécie, de acordo com sua distribuição geográfica, e então foi estimada a área de ocorrência das espécies para 2050 e 2070, para definir seu percentual de expansão ou redução de área.

2.1. Aplicabilidade do modelo

O modelo recuperou mapas de distribuição potencial atual para *Copeoglossum nigropunctatum*, *Gonatodes humeralis* e *Tupinambis teguixin* que não correspondem à distribuição conhecida dessas espécies (Fig. 8). As três espécies são amplamente distribuídas na Amazônia e, no entanto, uma grande parte da área onde essas espécies ocorrem, especialmente na Amazônia ocidental, foi considerada desfavorável para sua ocorrência. Além disso, a região dos llanos da Colômbia e Venezuela, onde há uma vegetação aberta que limita a distribuição da fauna amazônica, apareceu como favorável, especialmente para *G. humeralis*. Esses resultados precisam ser melhor investigados, antes de se prosseguir com a avaliação sobre o risco de extinção futura dessas espécies.

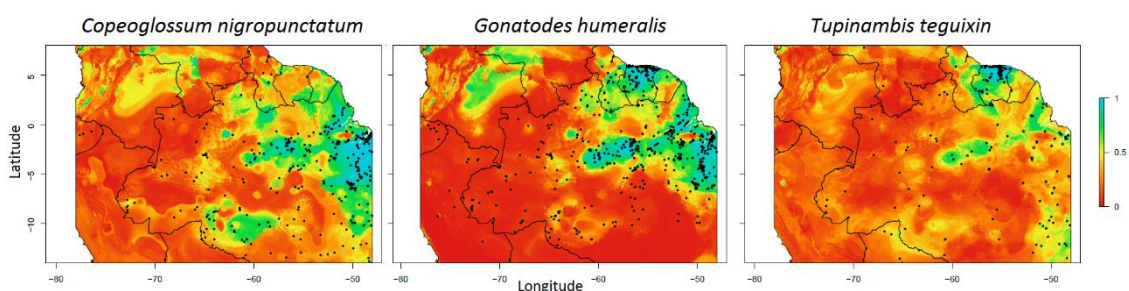


Fig. 8. Mapas de distribuição potencial de *Copeoglossum nigropunctatum*, *Gonatodes humeralis* e *Tupinambis teguixin* no presente, de acordo com o modelo. Pontos indicam as localidades de ocorrência e seta indica a região dos llanos. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho.

Dentre as 34 espécies restantes, em 32 a área estimada pelo modelo, que corresponde à área de ocorrência potencial, incluiu áreas onde a espécie não ocorre. Para a maioria das espécies testadas foi recorrente a necessidade do corte na região noroeste

da Colômbia, onde estão presentes os llanos. Em outros casos, a espécie tem distribuição limitada a uma parte da Amazônia (ao menos em parte possivelmente por questões históricas), embora outras áreas, de acordo com o modelo gerado, pudessem ser adequadas a sua ocorrência. Nesses casos, não havendo continuidade das áreas favoráveis, essas áreas adicionais foram cortadas.

Duas entre as cinco espécies com status de ocorrência positivo, com previsão de expansão territorial nos próximos anos, apresentaram resultados controversos. *Dactyloa transversalis* apresenta uma expansão contida em 2050 (2.4%), que aumenta exponencialmente até 2070, chegando a 134.3% (Fig. 9A). Isso significa que a espécie expandiria mais de duas vezes a sua área de ocorrência só nos 20 anos entre 2050 e 2070, o que parece irreal, visto que a espécie apresenta um alto número de H_r (11h), o que impediria sua locomoção por longos períodos. *Leposoma guianense* apresenta uma expansão de 107.3% de área até 2050, ou 194948km², embora apresente uma perda substancial de áreas onde ocorre atualmente. Esse mesmo padrão se mantém para 2070, chegando a uma expansão de 122.7% de área, apesar de mais perdas de áreas de ocorrência atual (Fig. 9B). Valores de expansão muito altos não condizem com a biologia de *L. guianense*, que por sua vez é uma espécie bastante diminuta, alcançando no máximo 37mm (Ávila-Pires 1995), o que dificulta a locomoção para longas distâncias. Além disso, o modelo considera uma possível migração das populações do centro-sul do Pará e do sul do Amapá ao longo do litoral à norte, se expandindo pela Ilha do Marajó, a qual é rodeada por rios que caracterizam barreiras para a expansão da espécie (Ávila-Pires *et al.* 2012). As outras três espécies com expansões previstas pelo modelo apresentaram resultados mais consistentes, os quais estão descritos no capítulo 2 do presente estudo.

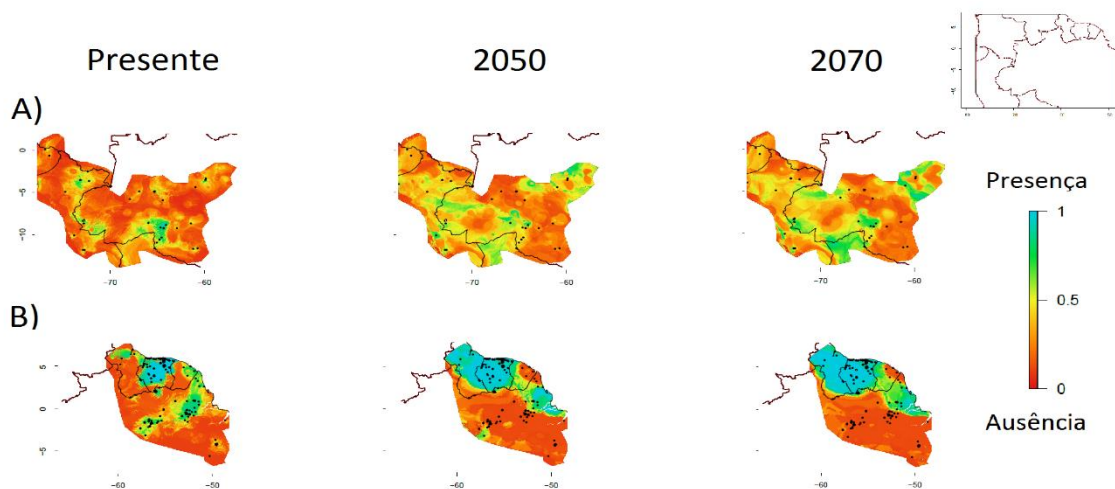


Fig. 9. Modelagem de distribuição geográfica com previsões de expansão territorial para 2050 e 2070 A) *Dactyloa transversalis* B) *Leposoma guianense*. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho.

Dentre as 29 espécies que apresentaram status de ocorrência negativos, havendo portanto perda de área de ocorrência até 2070, três apresentaram resultados controversos. O modelo previu uma redução da perda de área de 2050 para 2070 em *Norops planiceps* e *N. scypheus*. Para *N. planiceps*, foi previsto que a espécie sofreria uma redução de 12540km² na sua área de ocorrência até 2050, porém este valor diminuiu para 2070, chegando a 8216km² (Fig. 10A). No caso de *N. scypheus*, essa diferença seria de 83311km² em 2050 para 76349km² em 2070 (Fig. 10B). Ambas as espécies apresentam $V_{t_{max}}/T_c$ baixas (29.3°C e 27.3°C), associadas a H_r baixos (1.3h e 2.5h). Nove espécies apresentaram características fisiológicas semelhantes às de *N. planiceps* e *N. scypheus*, porém, em todas elas, o modelo recuperou resultados mais consistentes, com reduções de área contínuas entre as previsões. As duas espécies com previsões controversas foram modeladas com um baixo NPO (46 e 40, respectivamente), enquanto o NPO das nove espécies de fisiologia semelhante variou de 70 em *N. trachyderma* a 590 em *N. fuscoauratus*. Desta forma, este resultado pode ser um reflexo de uma possível sub-amostragem das espécies. Outra possível explicação é a distribuição disjunta de ambas as espécies, que apresentam populações bastante distantes entre si, o que poderia acarretar em algum viés nas análises. Porém, este padrão de distribuição pode ser apenas um artefato da sub-amostragem.

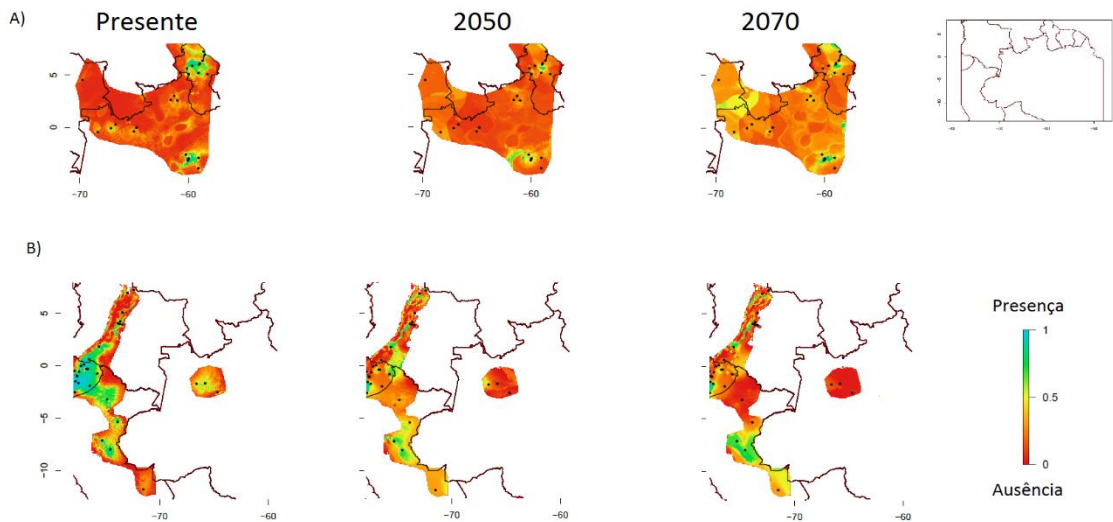


Fig.10. Modelagem de distribuição geográfica de A) *Norops planiceps* e B) *Norops scyphus*. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho.

Cercosaura oshaughnessyi apresenta um padrão de distribuição expresso graficamente inconsistente com a área de ocorrência estimada pelo modelo (Fig. 11). No mapa, a espécie parece migrar para uma área mais ao sul, para então estender-se a leste de sua distribuição, entre os estados do Acre e oeste do Amazonas. Apesar disso, o modelo recupera uma perda de 78% da área de ocorrência da espécie até 2070, ou 6659km². Não foi encontrada uma explicação viável para este problema, haja visto que as análises são feitas a partir do mesmo banco de dados, o que em princípio tornaria tal inconsistência impossível. Por conta disso, o caso singular desta espécie foi documentado e enviado aos desenvolvedores do modelo, para que o problema seja elucidado e resolvido.

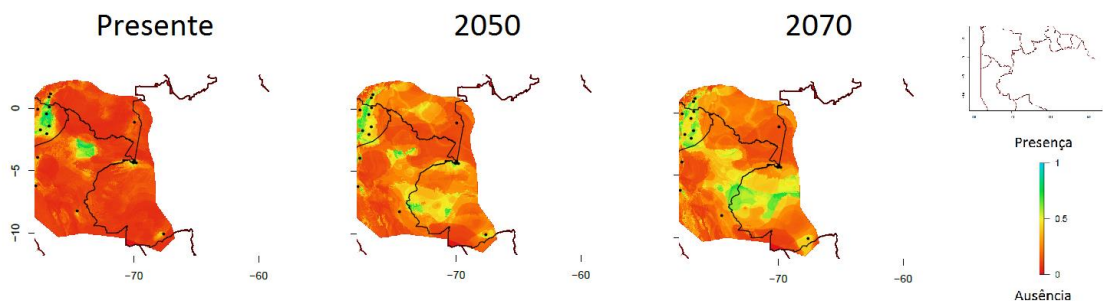


Fig. 11. Modelagem de distribuição geográfica de *Cercosaura oshaughnessyi*. Regiões favoráveis em azul e desfavoráveis em vermelho.

3. Conclusões gerais

Todas as características fisiológicas avaliadas (T_c , T_{pref} , V_{tmin} , V_{tmax} , T_{ot} , C_{tmin} e C_{tmax}) apresentaram diferenças entre os modos de termorregulação, CRC, famílias e espécies. Três delas (T_{pref} , T_c e V_{tmin}) apresentaram $K < 1$, o que significa que tais características exibem menos sinal filogenético que o esperado sob um modelo estocástico simples de evolução dos caracteres. Foram recuperadas correlações 26uisa26ela26 entre todas as variáveis, exceto por 1) T_{ot} , que não apresenta correlação com C_{tmax} , e 2) C_{tmin} , que só apresentou correlação com T_{ot} .

A maioria das espécies apresentou $T_c > T_{pref}$, embora esses valores difiram menos em termoconformadores que em heliotérmicos. A curva de performance térmica foi calculada para dez espécies, e sete delas apresentaram $T_c < T_{ot}$, enquanto outras três apresentaram o inverso, com T_c aparecendo em um platô dentro da curva. C_{tmax} está entre 6-12°C acima dos valores médios de T_c , e entre 4-11°C acima de seus valores máximos para a maioria das espécies, com exceção de *Kentropyx calcarata*, que apresenta diferença de 0.5°C, e *Tropidurus hispidus*, que apresenta diferença de 3.5°C.

Apesar de ter encontrado diferenças significativas entre os modos de termorregulação, as características térmicas de heliotérmicos e termoconformadores estão intercaladas na escala de valores e portanto não formam categorias completamente separadas, como observado por Pough & Gans (1982). Teídeos são heliotérmicos “típicos”, alcançando altas T_c s ao termorregularem diretamente ao sol, mas gymnophthalmídeos como *Arthrosaura kockii* e *Tretioscincus agilis* termorregulam no sol filtrado pelas árvores nas florestas, o que resulta em T_c s mais baixas que as dos teídeos, mas ainda acima a maioria das temperaturas ambientais dentro da floresta. O mesmo ocorre para os tropidurídeos termoconformadores *Plica plica* e *P. umbra*. A maioria dos termoconformadores apresentam T_c s ligeiramente acima da temperatura do substrato e da temperatura do ambiente, o que indica a seleção de pontos mais quentes para ganhar calor adicional do ambiente. Portanto, tais espécies não podem ser consideradas termoconformadoras em stricto sensu.

Dentre as 69 espécies com dados fisiológicos disponíveis, seja na literatura ou por conta das expedições feitas durante o desenvolvimento do trabalho, foi possível testar a aplicabilidade do modelo de distribuição em 37. As melhores modelagens foram feitas

pelo algoritmo GBM, exceto em três espécies melhor modeladas pelo ANN e outras três pelo GLM. Embora se saiba que a expressividade do algoritmo GBM é maior que a dos demais algoritmos, o que significa que este algoritmo expressa as relações complexas entre os dados com mais habilidade (Elith *et al.* 2006), não foi possível concluir o motivo pelo qual GBM foi o mais representativo entre os demais algoritmos, haja visto que tanto GLM quanto ANN possuem suas próprias características positivas.

A impossibilidade de se prever o status de ocorrência de algumas espécies no futuro por conta da incapacidade do modelo de assimilar diferentes ambientes térmicos como favoráveis a uma mesma espécie foi atribuída ao fato destas espécies serem amplamente distribuídas, o que confirma a indicação de Hernandez *et al.* (2006) de que espécies ecologicamente especializadas seriam mais fáceis de se modelar. Portanto, para tais espécies se faz necessário um ajuste do modelo, de modo que seja possível considerar toda a extensão de sua distribuição, mesmo que esta abranja diferentes ambientes térmicos.

O modelo aqui utilizado não levou em consideração diversos aspectos também importantes para a ocorrência de uma espécie, como por exemplo o tipo de vegetação onde o animal vive. Um novo tratamento do modelo, que vem sendo desenvolvido, promete caminhar para uma abordagem mais abrangente ao considerar não somente dados bioclimáticos e de fisiologia, mas também dados de ecologia, aclimatação e habilidade de persistência das espécies (Sinervo, B., comunicação pessoal, Julho 2016), além de considerar dados de evapotranspiração das plantas como variável preditiva, o que permitirá a delimitação de áreas favoráveis e desfavoráveis considerando a vegetação local. Isso possivelmente sanará os problemas apresentados e tornará a modelagem mais precisa.

Foram previstas as distribuições futuras de 29 espécies, tendo em vista as alterações climáticas projetadas. Destas, três espécies apresentaram um status de ocorrência positivo. As três espécies são heliotérmicas que vivem em ambientes de vegetação aberta, mas outras espécies com as mesmas características sofreram redução de área. Em duas dessas espécies a expansão se deu até 2050, enquanto de 2050 para 2070 ocorreu redução de área, indicando que, com as temperaturas previstas em 2070, o ambiente começa a tornar-se menos favorável para essas espécies.

Considerando todas as espécies com perda de área prevista, heliotérmicos apresentam valores de H_r menores e $T_c/V_{t_{max}}$ maiores que termoconformadores, e também maiores valores percentuais de área perdida, embora a diferença para as previsões de 2070 sejam de apenas 2.7%. Além disso, Alguns heliotérmicos apresentam valores baixos de percentual de perda de área, enquanto alguns termoconformadores, por sua vez, apresentam valores mais altos. Com isso, no presente trabalho foram previstos percentuais de perda de área tanto altos quanto baixos para ambos heliotérmicos e termoconformadores, o que concorda com a hipótese proposta por Sinervo *et al.* (2010) de que o risco de extinção não está relacionado ao modo de termorregulação. Além disso, 20 de nossas espécies com reduções de área previstas apresentam baixos valores de H_r , e 19 espécies apresentam baixos valores de $T_c/V_{t_{max}}$, características consideradas significativas pelos autores para o aumento do risco de extinção das espécies de lagartos.

Sinervo *et al.* (2010) calcularam probabilidades de extinções locais e as projetaram para o cálculo da probabilidade de extinção das espécies, o que resultou na previsão de extinção de 20% das espécies testadas até 2080. Não foi calculado o risco de extinção à nível específico no presente trabalho, porém as restrições de ocorrência previstas no segundo capítulo foram extremamente altas, variando de 50,5% a 96,5%, e portanto podem pôr as espécies avaliadas em risco de extinção, caso se concretizem. Mesmo considerando as limitações do modelo utilizado, o resultado é preocupante e reforça a necessidade tanto de mais estudos, visando melhorar nosso entendimento sobre as consequências do aquecimento global sobre a fauna, como de elaboração de políticas de conservação que levem em consideração esses efeitos. As previsões aqui apresentadas não levam em conta fatores como a perda de habitat devido ao desmatamento ou outras formas de degradação ambiental, seja na área atual de ocorrência da espécie, seja nas áreas onde as projeções indicam expansão de ambientes favoráveis. Considerando a tendência atual de que áreas não protegidas – seja como unidades de conservação ou terras indígenas – tornem-se ambientes altamente antropizados, sem um planejamento adequado há uma grande chance de que as espécies não tenham para onde se expandir em busca das áreas mais favoráveis previstas pelos modelos.

Referências bibliográficas

Addo-Bediako, A, Chown, S. L., & Gaston, K. J., 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 2671445, 739–745.

Angilletta, M. J. Jr, Bennett, A. F., Guderley, H., Navas, C. A. Seebacher, F. & Wilson, R. S., 2006. Coadaptation: a unifying principle in evolutionary thermal biology. *Journal of Thermal Biology*, 79, 282-294

Angilletta, M. J. Jr, Niewiarowski, P. H., Navas, C. A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249-268.

Aertsen, W., Kint, V., Van Orshoven, J., Ozkan, K. & Muys, B. 2010. Comparison and ranking of different modelling techniques for prediction of site index in Mediterranean mountain forests. *Ecological Modelling* 221: 1119–1130.

Auricchio, P. & Salomão, M. G. (Eds.), 2002. Técnicas de Coleta e Preparação de Vertebrados. São Paulo: Terra Brasilis. 350p.

Ávila-Pires, T. C. S., 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische verhandelingen* 299.1: 1-706.

Ávila-Pires, T. C. S., Mulcahy, D. G., Werneck, F. P. & Sites Jr., J. W. 2012. Phylogeography of the Teiid lizard *Kentropyx calcarata* and the Sphaerodactylid *Gonatodes humeralis* (Reptilia:Squamata): Testing a geological scenario for the lower Amazon-Tocantins basins, Amazonia, Brazil. *Herpetologica*, 68(2): 272-287.

Baker, L. A., & F. N. White. 1970. Redistribution of cardiac output in response to heating in Iguana iguana. *Comp. Biochem. Physiol.* 35:253-262.

Bartholomew, A., 1966. A field study of temperature relations in the Galapagos Marine Iguana. *Copeia*, 1966: 241-250.

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 5–377.

Bennet, K. D., 1990. Milankovitch Cycles And Their Effects On Species In Ecological and Evolutionary Time. *Paleobiology*, vol. 16, n°1: 11-21.

Bennett, A. F. 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour*, 28:752-762.

Bennett, A. F., 1982. The energetics of reptilian activity. Pp. 155-199. In C. Gans and F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 13. Academic Press, London.

Bennett, A. F., 1984. Thermal dependence of muscle function. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 247(2), R217-R229.

Berger, A., 1978. Long-term variation of caloric insolation resulting from the earth's orbital elements. *Quaternary research* 9:139-167.

Birch, C. P. D., 1999. A New Generalized Logistic Sigmoid Growth Equation Compared with the Richards Growth Equation. *Annals of Botany*, 83:713-723.

Bloomerg, S. P., Garland, T. & Ives, A. R., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4): 717, 745.

Bogert, C. M., 1959. How reptiles regulate their body temperature. *Scientific American* 200: 105-120.

Bogert, C.M., 1949. Thermoregulation in reptiles: a factor in evolution. *Evolution* 3:195-211

Buckley, L. B., 2008. Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *The American Naturalist*, 171(1), E1-E19.

Burton, J., 1975. The effects of recent climatic change on British insects. *Bird Study* 22:203-4

Cechin, S. Z. & Martins, M., 2000. Eficiência de armadilhas de queda *Pitfalls traps* em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 17:729-740.

Chambers, F. & Ogle, M. eds. 2002. Climate Change: Critical concepts in the environment. Volume I. *Taylor & Francis*, 1:322.

Christophersen, J., & Precht, H., 1953. Die Bedeutung des Wassergehaltes der Zelle für Temperaturanpassungen. *Biol. Zbl.*, 72, 104-119.

Cowles, R. B., & Bogert, C. M., 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert lizards. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist*, 83(1), 265-296.

Crowley, S. R., 1985. Thermal sensitivity of sprint running in the lizard *Sceloporus undulatus*: Support for a conservative view of thermal physiology. *Oecologia* 66:219-22

Dawson, W. R., 1975. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. In *Perspectives of biophysical ecology*. Springer Berlin Heidelberg. Pp. 443-473

Dewitt, C. B., 1967. Precision of thermoregulation and its relation to environmental factors in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol. Zool.*, 40: 49-66.

Dobzhansky, T. H., 1943. Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28:162–86

Dobzhansky, T.H., 1947. A response of certain gene arrangements in the third chromosome of *Drosophila pseudoobscura* to natural selection. *Genetics* 32:142–60

Du, W. G., Yan, S. J., & Ji, X., 2000. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *Journal of Thermal Biology*, 25(3), 197-202.

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, Mc.C., Townsend Peterson, A., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29:129-151.

Eva, H. D., Huber, O., Achard, F., Balslev, H., Beck, S., Behling, H., ... & Duivenvoorden, J. F., 2005. A proposal for defining the geographical boundaries of Amazonia. *Office for Official Publications of the European Communities*, pp 1-52.

Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125:1–15.

Felsenstein, J., 2004. Inferring phylogenies. *Sinauer, Sunderland, Massachusetts*.

Fielding, A. H., & Bell, J. F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1): 38-49.

Ford E.B., 1945. Butterflies. *London: Collins*.

Fry, F. E. J., 1947. Effects of the environment on animal activity. *University of Toronto Studies in Biology* 55:1–62.

Gaston, K. J., Chown, S. L., Calosi, P., Bernardo, J., Bilton, D. T., Clarke, A., Clusella-Trullas, S., Ghalambor, C. K., Konarzewski, M., Peck, L. S., Porter, W. P., Pörtner, H. O., Rezende, E. L., Schulte, P. M., Spicer, J. I., Stillman, J. H., Terblanche, J. S., Kleunen, M. V., 2009. Macrophysiology: a conceptual reunification. *Am. Nat.* 174, 595–612.

Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G., 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 461, 5–17.

Giannini, T. C., Siqueira, M. F., Acosta, A. L., Barreto, F. C., Saraiva, A. M., Alves-dos-Santos, I., 2012. Current challenges of species distribution predictive modelling. *Rodriguésia*, 63(3):733-749.

Grinnell J., 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *Am. Nat.* 51:115–28

Hammel, T., Caldwell, F. T. & Abrams, R. M., 1967. Regulation of body temperature in the Blue-Tongued Lizard. *Science*, 156: 1260-1262.

Harlow, H. J., S. S. Hillman, & M. Hoffman. 1976. The effect of temperature on the digestive efficiency in the herbivorous lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *J. Comp. Physiol.* 111:1-6.

Heath J., 1974. A century of changes in the 33uisa33ela33o. In *The Changing Flora and Fauna of Britain*, ed. DL Hawkesworth, 6:275–92. London: Syst. Assoc.

Heath, J., 1965. Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *University of California Publ. Zool.*, 64: 97-136.

Heatwole, H. & Taylor, J. 1987. Ecology of reptiles. 2nd edition. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW.

Heatwole, T. H. Lin, E. Villalon, A. Muniz. & Matta, A., 1969. Some aspects of the thermal ecology of Puerto Rican Anoline lizards. *J. Herpetol.*, 3: 65-77.

Hernandéz, P. A., Graham, C. H., Master, L. L. & Albert, D. L., 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling approach. *Ecography* 29:773-785.

Hertz P.E, Huey R. B. & Nevo, E., 1983. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution* 37: 1075-1084.

Hertz, P. E., Azima, Y., Harrison, A., Huey, R. B., Losos, J. B., & Glor, R. E. 2013. Asynchronous evolution of physiology and morphology in *Anolis* lizards. *Evolution* 67-7:2101-2113.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climates surfaces for global and land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965-1978.

Hof, C., Araujo, M.B., Jetz, W., Rahbek, C., 2011. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature* 480, 516–519. (doi:10.1038/nature10650)

Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 4707335, 479–485.

Hoffmann, A. A., Hallas, R. J., Dean, J. A., Schiffer, M., 2003. Low potential for climatic stress adaptation in a rainforest *Drosophila* species. *Science* 301:100-102.

Huey, R. B., 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In C. Gans and F. H. Pough, eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12, Pp 25–91. *Physiology I*. Academic Press, London.

Huey, R. B. & Kingsolver, 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.* 4, 131-5.

Huey, R. B. & Slatkin, M. 1976. Cost and Benefits of Lizard hermoregulation. *The Quarterly review of Biology*, 513, 363–384.

Huey, R. B., & Stevenson, R. D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist*, 19, 357–366.

Huey, R. B., Deutsch, C. A, Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Alvarez Pérez, H. J., & Garland, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 2761664, 1939–1948.

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–457.

IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.). IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.*

Irschick, D. J., & T. Garland Jr. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:367–396.

Isla, F. I. 1998. Los fantasmas del planeta. *Ciencia Hoy*, v. 8, n. 46, p. 58-64.

Janzen, D. H., 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am. Nat.* 101:233-249.

Kaisila, J., 1962. Immigration und Expansion der Lepidopteren in Finnland in den Jahren 1869–1960. *Acta Entomol. Fenn.* 18:1–452

Kalela, O., 1949. Changes in geographic ranges in the avifauna of northern and central Europe in response to recent changes in climate. *Bird-Band.* 20:77–103

Kalela, O., 1952. Changes in the geographic distribution of Finnish birds and mammals in relation to recent changes in climate. *In The Recent Climatic Fluctuation in Finland and its Consequences: A Symposium, ed. I Hustichi, pp. 38–51. Helsinki: Fennia*

Kiefer, M.C.; Van Sluys , M. & Rocha , C.F.D. 2007. Thermoregulatory 35uisa35el in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. *Acta Zoologica*, 88: 81-87.

Kubisch, E. L., Corbálan, V., Ibargiengoytía, 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*, 94:49-59.

Li, X. & Wang, Y. 2013. Applying various algorithms for species distribution modeling. *Integrative Zoology*, 8:124-135.

Licht, P., W. R. Dawson, V. H. Shoemaker, and A. R. Main. 1966. Observations on the thermal relations of Western Australian lizards. *Copeia* 1966:97-110.

Light, P., 1966. Reproduction in lizards: Influence of temperature on photoperiodism in testicular recrudescence. *Science* 154:1668-1670.

Lobo, J.M. & Tognelli, M.F. 2011. Exploring the effects of quantity and location of pseudo-absences and sampling biases on the performance of distribution models with limited point occurrence data. *Journal for Nature Conservation* 19: 1-7

Marengo, J. A., 2006. Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI. *Brasília: MMA*, 1:209.

Marsh, R. L., 1990. Deactivation rate and shortening velocity as determinants of contractile frequency. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 259(2), R223-R230.

Paranjpe, D. A., Cooper, R. D., Patten, A. & Sinervo, B., 2012 Measuring thermal profile of reptiles in laboratory and field. *In Proceedings of Measuring Behavior 2012, 8th 36th Annual Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research Utrecht, The Netherlands, August 28-31*

Paranjpe, D. A., Bastians, E., Patten, A., Cooper, R. D., & Sinervo, B., 2013. Evidence of maternal effects on temperature preference in side-blotched lizards: Implications for evolutionary response to climate change. *Ecology and Evolution*, 37:1977–1991.

Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37:637-69.

Pearson, R. G. & Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12:361-371.

Pough, F. H. and Gans, C. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. *In Gans, C. and Pough, F. H. (Eds): Biology of the Reptilia, Vol. 12: Physiological Ecology*, pp. 17–23. *Academic Press, New York, NY.*

R Development Core Team., 2012. R: A Language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.* www.R-project.org

Revell, L. J., Harmon, L. J. & Collar, D. C. 2008. Phylogenetic Signal, Evolutionary Process and Rate. *Systematic Biology*, 57(4): 591-601.

Richards, F. J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, vol 10(29): 290-300.

Ruibal, R., 1961. Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution* 15:98-111.

Salomonsen, F., 1948. The distribution of birds and the recent climatic change in the North Atlantic area. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.* 42:85–99

Scheffers, B.R., Edwards, D.P., Diesmos, A., Williams, S.E. & Evans, T.A., 2014. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 20, 495–503.

Seebacher, F. & Franklin, C. E., 2005. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *J. Comp. Physiol. B*. 175:533-541.

Silva, J. M. C., Rylands, A. B., Fonseca, G. A. B., 2005. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade*, 1: 124-131.

Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara, R., Martín-Méndez, N., Calderón-Espinosa, Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P., Rocha, C. F., Ibarguengoytía, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D., Bauer, A., Branch, W., Clobert, J & Sites, J. W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science (New York, N.Y.)*, 328(5980), 894-899.

Stevenson, R. D., Peterson, C. R. & Tsuji. J. S., 1985. The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Physiological Zoology*. 58: 46-57.

Sunday, J. M., Bates, A. E., Dulvy, N. K., 2011. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proc. R. Soc. B* 278, 1823–1830, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2010.1295>

Tewksbury, J. J., Huey, R. B., & Deutsch, C. A., 2008. Ecology. Putting the heat on tropical animals. *Science (New York, N.Y.)*, 320(5881), 1296–1297.

Thuiller, W., Georges, D. Engler, R. & Breiner, F. 2016. Package 'biomod2'.

Uvarov, B. P., 1931. Insects and climate. *R. Entomol. Soc. London* 79:174–86.

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C., Caldwell, J. P. & Oliveira, V. R. L., 1998. The Impact of Individual Tree Harvesting on Thermal Environments of Lizards in Amazonian Rain Forest. *Conservation Biology*, 12:654-664.

Williamson, K., 1975. Birds and climatic change. *Bird Study* 22:143–64

Withers, P. C., 1992. Comparative Animal Physiology. *Fort Worth: Saunders College, USA*, p949.

Zheng, Y. & Wiens, J. J., 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular phylogenetics and evolution*, 94: 537-547.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. *Springer, New York*.

Thermal physiology of Amazonian lizards

Luisa Maria Diele-Viegas¹

Corresponding author; Museu Paraense Emílio Goeldi/CZO, C.P. 399, 66017-970 Belém, Pará, Brazil. Email:
luisa.mviegas@gmail.com

Laurie J. Vitt

Sam Noble Museum, 2401 Chautauqua Avenue, Norman, Oklahoma 73072, United States. Email: vitt@ou.edu

Juan Carlos Santos

Brigham Young University, Provo, Utah, United States & St. John's University, Queens, New York, United States. Email:
infraguttatus@gmail.com

Carla Marie Sette

University of California, Santa Cruz, California, United States. Email: carla.sette@gmail.com

Teresa C.S. Ávila-Pires

Museu Paraense Emílio Goeldi/CZO, C.P. 399, 66017-970 Belém, Pará, Brazil. Email: avilapires@museu-goeldi.br

Abstract

We summarize available thermal biology data on 69 species of Amazonian lizards including thermoregulation mode and active field body temperatures (T_b), and provide new data for 27 species on preferred temperature (T_{pref}), voluntary and tolerance temperature ranges, and thermal performance curves (TPC's). We tested for phylogenetic signals and pairwise correlations within these thermal characteristics. Our analyses include 27 new species records in nine sites in the Brazilian Amazonia, Savanna, and the Amazonia-Cerrado interface. Of the 69 species, the 31 heliothermic species have the highest mean values of all thermal characteristics, and large ranges for T_b , critical thermal maximum (Ct_{max}) and optimal (T_{opt}) temperatures. The other 38 thermoconforming species have large ranges for T_{pref} , critical thermal minimum (Ct_{min}), and minimum voluntary (Vt_{min}) temperatures. In spite of these differences, our results show that all thermal characteristics overlap between both groups and suggest that Amazonian lizards do not follow discrete thermoregulatory categories. The traits are all correlated, with the exceptions of (1) T_{opt} , which does not

correlate with $C_{t_{max}}$, and (2) $C_{t_{min}}$, which only correlates with T_{opt} . Weak phylogenetic signal for T_b , T_{pref} and $V_{t_{min}}$ indicates that these characters are influenced by phylogeny as well as other factors. We found that open-habitat species perform well under present environmental conditions, without suffering thermal stress from high environmental temperatures induced in lab experiments. For forest-dwelling lizards, we expect warming and drying trends in Amazonia to induce thermal stress, as temperatures surpass the thermal tolerances for these species.

Keywords: Amazonia, Lizards, Physiology, Temperature.

1. Introduction

Body temperature (T_b) in ectotherms influences all physiological and behavioral processes. Consequently, maintenance of T_b within suitable limits is essential to ectotherm survival (Huey and Stevenson, 1979). Heliotherms maintain T_b within a restricted range of temperatures by actively thermoregulating, basking in the sun (Pough and Gans, 1982) and using behavioral/physiological mechanisms to regulate internal heat gain and loss (Heatwole and Taylor, 1987, Kiefer *et al.*, 2007). Thermoconformers in turn do not actively thermoregulate, so their T_b is a reflection of fluctuations in the environmental temperature (Huey and Slatkin, 1976, Huey, 1982). Using this type of ecophysiological strategy results in species having broad thermal tolerances (Huey 1982), with higher variation in T_b throughout the day, season and geographic range.

In the field, lizards are usually active at a characteristic T_b . It is commonly assumed that these temperatures invariably represent their actual thermal preferences (Licht *et al.*, 1966). However, laboratory experiments show that the T_b range observed in nature for tropical lizards markedly exceeds both the preferred T_b and the voluntary T_b range observed when the animal is subjected to a thermal gradient (DeWitt, 1967, Du *et al.*, 2000). Consequently, tropical lizards are probably already experiencing T_b 's at or above their physiological optima (Huey *et al.*, 2009), putting them dangerously close to their upper thermal thresholds. These upper thermal limits are likely to be exceeded in the next few decades as a consequence of climate change (Hoffman and Sgró, 2011).

The efficiency with which ectotherms perform basic physiological functions at different temperatures is described by thermal performance curves (TPC; Huey and Stevenson, 1979). A species' thermal sensitivity can be easily visualized and quantified through TPC's, which reveal several important thermal properties of ectotherms: the optimal temperature (T_{opt}), at which the animal performance is highest; the temperature range for mid-level performance, at which a reptile performs at $\geq 80\%$ of its optimal capacity; and the critical minimum and maximum temperatures ($C_{t_{min}}$ and $C_{t_{max}}$), the two extreme temperatures between which an individual can maintain its activity (Angilletta *et al.*, 2002b). The T_{opt} can vary in an intra-

and interspecific context and is not the same for all physiological systems, according to the hypothesis of multiple physiological optima (Huey, 1982). Locomotor performance is one of the best-studied traits in thermal physiology, because it presumably reflects the ability to escape from predators, capture of prey, and perform reproductive activities (Irschick and Garland, 2001). TPC's are also useful in assessing extinction risk of ectotherms. Because global warming may alter the spatial distribution of preferred microclimates (Sears *et al.* 2011), animals that rely on behavioral thermoregulation might lose available activity time during periods when preferred microclimates became too rare to locate without overheating (Sears *et al.* 2016). Reduced activity time can result in extirpation or extinction if the remaining time is insufficient to perform all the necessary functions for successful breeding and recruitment (Sinervo *et al.* 2010).

One of the biogeographic regions most affected by climate change is the Amazonia Rainforest. This region is home to approximately 210 species of lizards and covers about eight million square kilometers spread over nine South American countries (Eva *et al.*, 2005). In spite of Amazonia's vastness and complexity, thermal physiology data for inhabiting lizards is limited, with most studies scattered among the major groups of Squamata, concentrated on reports on field active T_b and very few controlled experiments on preferred or optimal T_b .

The aims of our research are to provide an overview of available data on T_b 's of Amazonian lizards (including some species that occur only peripherally, at the Amazonia-Cerrado interface), to summarize information on lizards' thermoregulation mode, and to provide new data on the thermal biology of lizards of this region. Moreover, we also analyze the evolutionary trends among thermophysiological traits, including their correlations and non-independence among species traits due to their phylogenetic relatedness (i.e., phylogenetic signal), and relationships among thermophysiological traits using correlations. Thus, our analyses and review provide an update on ecophysiological characteristics of Amazonian lizards, which is essential to better understanding the effects of global warming on present and future lizard diversity in this region.

2. Materials and Methods

We performed a literature survey for data on seven physiological traits of Amazonian lizards: field active T_b , preferred temperature (T_{pref}), minimum and maximum voluntary temperatures ($V_{t_{min}}$ and $V_{t_{max}}$), $C_{t_{min}}$, $C_{t_{max}}$ and T_{opt}). The studies included in our literature review extend beyond Amazonia, and include the Atlantic Rainforest, Caatinga, and Cerrado areas of Brazil, as well as the Lavrado area, an enclave of savanna in northeastern Roraima, Brazil. This is due to the fact that some species have widespread distributions beyond the Amazonia. We also included data from lizards in tropical forests of Central America that share ecophysiological similarities. The thermoregulation mode of each species was defined according to the literature. T_b and associated substrate (T_{sub}) and air temperature (T_{air}) data

were recovered from 45 studies from the last 50 years, with reported T_b 's from 62 species with occurrence in Amazonia.

We included previously unpublished T_b data on eight species collected from 1993 to 1999 in seven localities of Amazonia: Estación Biológica de la Pontificia Universidad Católica (Quito), within the Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (Sucumbíos Province, Ecuador, 0°0'N, 76°10'S); Juruá River Basin, ca. 5km north of Porto Walter (Acre, Brazil, 8°15'S, 72°46'W); Ituxi River (Amazonas, Brazil, 8°20'S, 65°43'W); ca. 30km NW of Caracaraí (Roraima, Brazil, 2°50'N, 60°40'W); Parque Estadual Guajará-Mirim, on the Formoso River (Rondônia, Brazil, 10°19'S, 72°47'W); SE of Manaus, on the margin of the Amazon River (Amazonas, Brazil, 3°20'S, 59°4'W); and Agropecuária Treviso, 101 km S and 18 km E of Santarém, close to Curuá-Una River (Pará, Brazil, 3° 9' S, 54° 50'W). For the species included in this dataset, cloacal temperatures were measured from adult individuals with Miller-Weber rapid register thermometers (accurate to 0.2°C).

We also collected new thermal preference and performance data on 27 species between 2014 to 2016 in six localities, five in Amazonia – Floresta Nacional do Amapá (Amapá, Brazil, 0°55'N, 51°36'W), Floresta Nacional de Caxiuana (Pará, Brazil, 1°27'S, 51°17'W), Reserva Florestal Adolpho Ducke (Manaus, Brazil, 2°57'S, 59°55'W); Los Amigos Biological Station (Peru, 12°34'S, 70°6'W), and Yasuni National Park (Ecuador, 1°5'S, 75°55'W), and one in an Amazonia/Cerrado ecotone – Centro de Pesquisas Canguçu (Tocantins, Brazil, 9°56'S, 49°47'W). Specimens were captured by active search or with pitfall traps checked twice daily. We measured snout-vent length (SVL) to 1mm with a vernier caliper. Lizards collected as vouchers were euthanized with a lethal dose of anesthetics, fixed in 10% formalin, and permanently stored in 70% ethanol. Voucher specimens were deposited in the collections of Museu Paraense Emílio Goeldi, Pará, Brazil; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas, Brazil; Universidade de Brasília, Distrito Federal, Brazil; Monte L. Bean Life Science Museum, Utah, USA; and Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru. Lizards were kept in captivity for a period of no more than three days, then released at their capture sites. While in captivity, animals were housed individually in plastic Tupperware containers with air holes and a damp cloth for moisture, without access to food. We measured T_{pref} , C_{tmin} , C_{tmax} , and thermal performance curve trials on captive lizards. Table 1 shows the number of individuals used in each test by species.

We characterized the thermal biology of the collected lizards with the following protocol. We measured the lizards' T_b by using infrared thermometers. T_{pref} and voluntary T_b range were measured using a thermal gradient. Lizards were placed for 2 hours in plywood tracks 1m in length, with a thermal gradient of 15-40°C generated across each track using ice at one end and a heating lamp ~100W full spectrum at the other (*sensu* Paranjpe *et al.* 2012). T_b was measured every 3-5 minutes, and T_{pref} was calculated as the mean of all T_b recorded. The voluntary upper (V_{tmax}) and lower (V_{tmin}) temperatures for each individual during this interval were calculated as the bounds of T_{pref} (Kubisch *et al.*, 2016). We

performed T_{pref} tests for all individuals captured. Afterwards, lizards were randomly to undergo either the thermal tolerance or performance tests.

Critical temperatures were measured on 485 individuals of 26 species. An individual's body temperature was decreased or increased in a chamber cooled by ice packs or heated by hot water until the animal lost its righting reflex. Each animal was tested for both $C_{t_{\text{min}}}$ and $C_{t_{\text{max}}}$, with a recovery period of at least four hours between trials at ambient temperatures. To calculate T_{opt} , we performed locomotor capacity experiments on 254 individuals. Because heliotherms are typically active at relatively high T_b , we stimulated each individual to run at 3-7 randomly-assigned temperatures (15°, 20°, 25°, 30°, 35°, 40°, 43°C). Thermoconformers, which are typically active at lower T_b 's, were stimulated to run once at 2-4 randomly-assigned temperatures (20°, 25°, 30° and 35°C). Lizards were allowed to recover at least four hours between trials.

To measure performance, the experimenter manually stimulated lizards to run around a circular track (*sensu* Bennett, 1980). A track with a 4m circumference was used for lizards with $>0.5\text{m}$ SVL, and a track with 1m circumference was used for lizards $<0.5\text{m}$ SVL. Each trial ended when the lizard reached exhaustion and was unable to right itself when placed in a supine position. Animal performance was calculated as the travel distance (number of times around the track x track circumference) divided by time until exhaustion (in seconds). T_{opt} was the T_b at which the animal presented its highest performance calculated from the best fitting curve (see procedures below).

We used the statistical software environment R 3.3.1 (R Development Core Team 2012) for all calculations. Dependence between thermal physiology parameters was analyzed by simple stepwise regression and one-way analysis of variance. Shapiro and Levene's tests were used respectively to test assumptions of normality and homogeneity of variance for parametric variables. For the comparative analyses, we used the chronogram for Squamata estimated by Zheng & Wiens (2016). Phylogenetic signal was calculated based on Blomberg's K (Blomberg *et al.*, 2003), which is an evolutionary model-based metric of phylogenetic signal strength. A K -value of one indicates that a trait shows the amount of signal expected along the specified tree, assuming a Brownian motion (stochastic) model of evolution for the character being tested (Blomberg *et al.*, 2003). This indicates that trait variance among species accumulates in direct proportion to their divergence time, as measured by the branch lengths separating them in a phylogenetic tree (Felsenstein, 1985, 2004). Values of $K < 1$ mean that these traits exhibit less phylogenetic signal than expected under a simple stochastic model, an indication that they may be subjected to selective pressures.

TPC's were generated for each species using Generalized Additive Mixed Modeling (GAMM). These models use additive nonparametric functions to model covariate effects while accounting for overdispersion and correlation by adding random effects to the additive predictor (Lin, 1999). Akaike's Information Criterion (AIC) and Bayesian Information Criterion (BIC) were used to select the best GAMM model. AIC measures the quality of fit of the model, penalized by model complexity, and BIC additionally considers the number of

observations included in the model (Zuur *et al.*, 2009). Lizard performance at different temperatures was the model factor, while individual was included as a random effect. The extremes of the curve were fixed at the average $C_{t_{min}}$ and $C_{t_{max}}$ values for that species. We tested several correlation structures to select the best fit including: temporal correlation structures (autoregressive process [corAR1], continuous autoregressive process [corCAR1], and autoregressive moving average process [corARMA]) and spatial residual correlation structures (Gaussian spatial correlation [corGaus], exponential spatial correlation structure [corExp], rational quadratics spatial correlation [corRatio] and spherical spatial correlation [corSpher]). We chose the best correlation structure at that with the lowest AIC and BIC values (Zuur *et al.*, 2009).

3. Results

We obtained thermal data for 69 species of lizard from twelve families (Table 1), including newly obtained data on field active T_b , T_{pref} , performance and thermal tolerance from 27 species (Table 2). Among all species with physiological data, 64 are diurnal, one is cathemeral, and four nocturnal. Based on literature, 38 species are classified as thermoconformers, while 31 are heliotherms.

Body temperature positively correlated to environmental temperature in all lizard species (T_b and T_{sub} : $P < 0.01$, T_b and T_{air} : $P < 0.05$). Seven thermoconformers had T_{sub}/T_{air} higher than T_b , indicating that these species do not gain additional heat from the environment. One-way ANOVA tests recovered significant differences in all physiological traits based on thermoregulation mode, SVL, family, and species. Fig. 1 shows the range of temperatures for each evaluated trait for each thermoregulation mode. Heliotherms had higher mean values of all thermal traits than thermoconformers as well as larger variation in T_b , $C_{t_{max}}$ and T_{opt} . Variation in T_{pref} , $V_{t_{min}}$ and $C_{t_{min}}$ is low in heliotherms and high in thermoconformers, though mean values are relatively similar (Fig 2). In spite of these differences, our results show an overlap in most thermal traits between heliotherms and thermoconformers, with some lizards considered heliotherms having ranges of temperatures similar to others identified as thermoconformers.

We also found phylogenetic pairwise correlations between all thermal characters evaluated (T_b , T_{pref} , $V_{t_{min}}$, $V_{t_{max}}$, $C_{t_{min}}$, $C_{t_{max}}$, T_{opt}), except between (1) T_{opt} and $C_{t_{max}}$, and (2) $C_{t_{min}}$, which only correlates with T_{opt} . Thus, selection on one thermal characteristic affects the evolution of all those considered here, except in the two cases mentioned above. We only detected a phylogenetic signal for T_b ($K=0.6351$, $p < 0.05$), T_{pref} ($K=0.485$, $p < 0.05$) and $V_{t_{min}}$ ($K=0.5426$, $p < 0.05$). Family Teiidae is comprised only of heliotherms, and had the highest values for all three traits. The lowest T_b was found in one species of Hoplocercidae (forest-dwelling lizards), and the lowest T_{pref} and $V_{t_{min}}$ was observed in Alopoglossidae, both families containing only thermoconformers. Families with both heliotherm and thermoconformer species tended to have intermediate mean values for all thermal parameters. For example, Tropicuridae, a family in which heliotherms are more numerous

than thermoconformers, had the highest thermal trait values among the families with taxa that present both thermoregulatory modes (Table 3).

We measured locomotor performance for ten species of Amazonian lizards (Fig 3). The best correlation structure and estimated TPC parameters for each species on Fig. 3 are in Table 4. The $C_{t_{max}}$ among all heliotherms reach up to 45-50°C, although in *Arthrosaura kockii* a plateau exists, which is slightly inclined at lower temperatures. *Ameiva ameiva* experiences a steep performance increase with rising temperature, peaking above the mean values for V_t , field active T_b and T_{pref} . *Plica plica* has a pattern similar to that of *A. kockii*, even though the former is considered a thermoconformer, the latter a heliotherm. Both species have T_{opt} closer to $V_{t_{min}}$. In *Cnemidophorus cryptus*, T_{opt} is above its V_t 's, T_b , and T_{pref} , similar to *A. ameiva*. *Copeoglossum nigropunctatum* performed best at temperatures near $V_{t_{max}}$. Both *Gonatodes humeralis* and *Norops fuscoauratus* are forest thermoconformers whose TPC's have broad plateaus, with $C_{t_{max}}$ reaching 40°C. *Gonatodes humeralis* has a three-peak curve, with optimal performance within the second peak. The *N. fuscoauratus* TPC increases consistently with temperature, with a peak considerably above its V_t 's, T_b , and T_{pref} . *Chatogekko amazonicus*, *Arthrosaura reticulata*, and *Leposoma percarinatum* are found in the leaf litter and all three species have $C_{t_{max}}$ around 35°C, although only the curve of *L. percarinatum* has two peaks, which may indicate some differences in its thermal physiology. Like *G. humeralis*, *C. amazonicus* has a three-peak curve, with T_{opt} in the second peak. *Chatogekko amazonicus* and *A. reticulata* both have T_{opt} close to their field active T_b , while *L. percarinatum*'s T_{opt} is nearer its $C_{t_{max}}$. Although we measured heliotherms performance at hotter temperatures than thermoconformers, T_{opt} values for both groups partially overlap, similar to values for the other thermal physiological parameters analyzed. Both thermoregulation modes also present similarities in the shape of the curves, which are mostly broad and sometimes presents two or three peaks.

4. Discussion

We observed a non-significant phylogenetic correlation between T_{opt} and $C_{t_{max}}$, which implies that selection on $C_{t_{max}}$ in response to higher environmental temperatures will not affect locomotor performance of Amazonian lizards. Considering that T_{opt} is correlated with all other thermal traits, this inference is in agreement with the argument that tolerance limits have less relevance to thermoregulation than T_{opt} (Bartholomew, 1958; Huey, 1975). On the other hand, this is incongruent with the results of Huey and Kingslover (1993), who found that T_{opt} and $C_{t_{max}}$ are correlated and tend to coevolve. Conversely, the correlation between $C_{t_{min}}$ and T_{opt} suggests that directional selection on $C_{t_{min}}$ will have a direct effect on locomotor performance, raising or lowering T_{opt} and the mid-level performance temperature range.

Blomberg *et al.* (2003) found relatively low values of K for physiological traits in Australian skinks (e.g. T_{pref} and T_{opt}), as we did here for T_b , T_{pref} and $V_{t_{min}}$. Such result was expected considering the importance of the environment on the thermal characters of

ectotherms, which in turn influences nearly all their physiological processes. These traits are apparently influenced by factors other than phylogeny, for example phenotypic plasticity, which is the ability of an organism to express different phenotypes depending on its biotic and abiotic environments (Agrawal, 2001). This factor influences not only the lizards thermal physiology, but also all their life-history (Stearns and Koella, 1986; Beuchat and Ellner, 1987; Adolph and Porter, 1991). For the thermal parameters $V_{t_{max}}$, $C_{t_{min}}$, $C_{t_{max}}$ and T_{opt} , we could not reject the null hypothesis of no phylogenetic signal. Nevertheless, some of these traits may be limited by physiological constraints common to all lizards, hindering the chances of evolutionary changes that would be reflected in the phylogeny. According to Huey & Kingslover 1993, if the population lacks the underlying genetic diversity to shift its thermal sensitivity adequately as a response to selection, we might expect that this population will not be able to adapt to evolve rapidly enough to track changes in environmental temperatures, such as those caused by the climate warming.

Lizards frequently have $T_b > T_{pref}$ in the field, but the differences are less in thermoconformer than in heliotherm species. T_{pref} may be more inaccessible to heliotherms in the rainforest microenvironment than to thermoconformers because most heliotherms must seek out sunlight patches on the forest floor. These patches may be unpredictable both spatially and temporally. Thermal conditions within lowland tropical forest are likely insufficient to permit T_b s below the level found (DeWitt, 1967). Of the ten species with T_{opt} data, seven had $T_{pref} < T_b < T_{opt}$, consistent with Bennett (1990), who suggested that T_{opt} are always higher than T_{pref} and T_b . The other three species with T_{opt} available (*C. nigropunctatum*, *G. humeralis* and *P. plica*) had $T_b > T_{opt}$, although their T_b 's are within a plateau of their TPC. By comparing T_b with $C_{t_{max}}$ in 19 species with available data, $C_{t_{max}}$ was between 6-12°C above the mean values of T_b , consistent with Ji *et al.*'s (1997) study on *Sphenomorphus indicus* and Du *et al.*'s (2000) study on *Eumeces elegans* males. When we consider the highest values of T_b measured, the difference drops to 4-11°C for most species, except *Kentropyx calcarata* and *Tropidurus hispidus*, where the difference is ~0.5°C and 3.5°C, respectively. Overall, our results partially support Hoffman and Sgró's (2011) claim that tropical lizards have their thermal characters close to their upper thermal thresholds, which are likely to be exceeded in the next few decades.

Although we found statistical differences between thermoregulation modes, most species regardless of their thermoregulation mode appear intercalated in their thermal physiology and thus do not form discrete categories, as Pough and Gans (1982) suggested. Teiids are "typical" heliotherms, reaching high body temperatures by basking in the open sun, but gymnophthalmids like *A. kockii* and *Tretioscincus agilis* bask in the filtered sun that reaches the forest floor, resulting in body temperatures lower than normal in Teiids, but still above the estimated environmental temperatures in the forest. The same is true for the forest tropidurids *P. plica* and *Plica umbra*, which are considered thermoconformers (Ávila-Pires, 1995, Vitt *et al.*, 1997). Most thermoconformers that live in Amazonia appear to have T_b slightly above T_s and T_{air} (e.g. Vitt *et al.*, 2000; Colli *et al.*, 2003; Vitt *et al.*, 2007). These species appear to prefer warmer microhabitats to gain additional heat from the environment and thus cannot be considered thermoconformers in the strict sense (Colli *et al.*, 2003).

Climatological variation across latitudes can lead to differences in thermal physiology among species (Clusella-Trullas *et al.*, 2011), so the physiological data obtained for some species outside of Amazonia must be seen as an approximation of the thermal traits for those species inside this biome. Among all species included in this study, smaller animals had the lowest temperatures among all traits, probably due to their relatively low thermal inertia (Yannas and Maldonado, 1995; Vitt *et al.*, 2005). *Chatogekko amazonicus*, *A. ameiva* and *C. cryptus* had T_{opt} close to their T_b 's, so these species can achieve their highest locomotor performance under current environmental conditions. In contrast, *P. plica* and *A. reticulata* achieve their T_{opt} closer to T_{pref} , and *G. humeralis*, *C. nigropunctatum* and *A. kockii* achieve T_{opt} closer to V_{tmax} ; in both cases, T_{opt} was lower than T_b obtained from field measurements. *Norops fuscoauratus* and *Leposoma percarinatum* had T_{opt} considerably above T_b , T_{pref} , and V_{tmax} , closer to C_{tmax} . For these species, T_{opt} might reflect the thermal optimum of other physiological processes, or an intermediate thermal optimum for different processes (Angilletta *et al.*, 2002a). Among the species with $T_b > T_{opt}$, the high T_b likely reflects the thermal optima for other physiological process, such as digestion (Van Damme *et al.*, 1991; Ji *et al.*, 1996; Angilletta *et al.*, 2002b).

Although we fit multi-modal curves for five out of ten species with reported TPC's, this shape is atypical for TPC analysis. These results may represent an artifact of the GAMM method of curve-fitting, since GAMM fits a curve with other curves (Lin 1999). One possible solution is to change the stringency of model fitting to prioritize less noisy curves, but the underlying reasons for multimodal curves should also be explored. Multi-modal curves can be explained by biological factors not included in the model, such as differences between sexes, color morphs, or age classes, or slow response to changing temperatures (Zajitschek *et al.* 2012). We were not able to include these factors in our analysis due to sample sizes.

Our data suggests that many tropical rainforest lizards may not be affected by high environmental temperatures, at least in the short term. Our inferences does contradict other studies with fewer species and at higher latitudes, which predict that tropical lizards are at an imminent risk of extinction due to man-made global warming (Tewksbury *et al.* 2008, Huey *et al.* 2009, Sinervo *et al.* 2010). Additional factors are affecting large parts of Amazonia such as forest loss, degradation, and fragmentation (Fearnside, 2009). These factors can cause rapid microclimate changes towards hotter and drier conditions that climatic models are unable to predict with accuracy (Pearson and Dawson 2003). Most of the species in this study had some margin for an increase in average T_b with low cost to performance, but, as shown by Huey and Kingslover (1993), selection is weaker on species with broad TPC's than narrow, lowering their capacity to evolve to track changes in climate. Sinervo *et al.* (2010) provided the first model of the potential effect of a warming climate on species distribution based on thermal physiology. Integrative models such as those that incorporate phenotypic plasticity and genetic variability will allow projections of adaptive radiation occurring under a warmer environment (Chevin *et al.*, 2010; Sgrò *et al.*, 2011). Both phenotypic plasticity and genetic variability are directly dependent on environmental conditions that allow lizards to gain and lose heat (Kearney *et al.*, 2009; Sinervo *et al.*, 2010; Clusella-Trullas *et al.*, 2011). We expect that with more temperature data on a higher

diversity of Amazonian lizards' species, we can better understand the effects of climate change on these animals.

5. Conclusions

Although heliotherms and thermoconformers shows significant differences among their thermophysiological characters, our results indicate that these groups do not form discrete categories, since most species are intercalated in their thermal physiology regardless of their thermoregulation modes. Most thermoconformers in the Amazonia prefer warmer microhabitats to gain additional heat from the environment and thus cannot be considered thermoconformers in the strict sense. This corroborates the idea that thermoconformity is one extreme of a continuum of thermoregulation modes, with the heliothermy in the other extreme (Pough and Gans, 1982).

Half of our TPC's present atypical shapes, which may be an artifact of our curve-fitting methods. Factors other than temperature and locomotor capacity can be included in the analyses to improve model fit. Sex, color morph, and age class as well as slow response to changing temperatures can explain the multimodal curve fitting, although we were not able to include these factors in our analyses due to our sample size.

Our results show that selection on $C_{t_{max}}$ in response to higher environmental temperatures will not affect locomotor performance of Amazonian lizards. Selection on $C_{t_{min}}$ will affect locomotor performance directly by amplifying or reducing the T_{opt} and the range of temperatures of mid-level performance. We could not reject the hypothesis of no phylogenetic signal for $C_{t_{max}}$, $C_{t_{min}}$, T_{opt} and $V_{t_{max}}$. In turn, T_b , T_{pref} and $V_{t_{min}}$ present low phylogenetic signal, so they appear to be influenced by factors other than phylogeny, such as phenotypic plasticity.

Lizards are good indicators of the environmental effects of climate change. Though Amazonian lizards have an apparent margin for an increase in T_b with low cost to performance, suggesting that they may be show some resilience to warming, their broad TPC's may not allow rapid evolutionary response to a quickly warming climate. More studies on the thermal physiology of Amazonian lizards are needed to obtain data representative of the high species diversity in the region so we can better understand the effects of climate changes on the survival or extinction of these lizards.

Conflict of interest:

None.

Acknowledgements

We thank Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) to a graduate fellowship to LMDV and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) to a research fellowship to TCSAP. We are grateful to A.P. Costa, E. Pontes, G. Lima, L. Chrisley and L. Franco for their help during fieldwork. LJV thanks the Research Council of the University of Oklahoma and the Sam Noble Museum for support. JCS thanks the support of Jack W. Sites, Jr (BYU). This work was supported by Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Universidade Federal do Pará (UFPA), CNPq and FAPESPA [ICAAF number 011/2012 Sisbiota Herpeto-Helminto] and National Science Foundation – Emerging Frontiers [grant number 1241885, **Collaborative Research: “Quantifying Climate-forced Extinction Risks for Lizards, Amphibians, Fishes, and Plants”**].

References

- Adolpho, S.C. and Porter, W.P., 1991. Temperature, activity and lizard life histories. *Am. Nat.* 142, 273-295.
- Agrawal, A.A., 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294.5541, 321-326.
- Anaya-Rojas, J.M., Serrano-Cardozo, V.H., Ramirez-Pinilla, M.P., 2010. Diet, microhabitat use, and thermal preferences of *Ptychoglossus bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in an organic coffee shade plantation in Colombia. *Pap. Avul. Zool.* 50, 159–166.
- Angilletta, M. J., Jr., 2009. Thermal Adaptation. *Oxford University Press, Oxford*.
- Angilletta, M. J., Jr., Hill, T., Robson, M.A., 2002a. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *J. Therm. Biol.* 27, 199–204.
- Angilletta, M. J., Jr., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., 2002b. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27, 249–268.
- Avila-Pires, T.C.S., 1995. Lizards of Brazilian Amazonia. *Zool. Verh.* 299, 1–706.
- Bartholomew, G.A., 1958. The role of physiology in the distribution of terrestrial vertebrates. In C.L. Hubbs (ed.), *Zoogeography*, pp. 81–95. *Publ.* 51, AAAS, Washington, D.C.
- Bennet, A.F. 1980. The thermal dependence of lizard behavior. *Anim. Behav.* 28, 752-762
- Beuchat, C.A., and Ellner, S., 1987. A quantitative test of life history theory: thermoregulation by a viviparous lizard. *Ecological Monographs* 57, 45-60.
- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A.R., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57, 717–745.
- Blouin-Demmers, G., Nadeau, P., 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86, 560–566.
- Brattstrom, B.H. 1965. Body temperatures of reptiles. *Am. Midl. Nat.* 73, 376–422.
- Chevin, L.M., Lande, R., Mace, G.M., 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol.* 8, e1000357.

- Clusella-Trullas, S., Blackburn, T.M., Chown, S.L. 2011. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *Am. Nat.* 177, 738–751.
- Colli, G.R., Mesquita, D.O., Rodrigues, P.V.V., Kitayama, K. 2003. Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a neotropical Savanna. *J. Herpetol.* 37, 694–706.
- Cruz, F.B., Silva, S. and Scrocchi, G.J. 1998. Ecology of the lizard *Tropidurus etheridgei* (Squamata: Tropiduridae) from the dry Chaco of Salta, Argentina. *Herpetol. Nat. Hist.* 6, 23–31.
- DeWitt, C.B. 1967. Precision of thermoregulation and its relation to environmental factors in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol. Zool.* 40, 49–66.
- Dixon, J.R., Soini, P., 1975. The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. Part 1. Lizards and Amphisbaenians. *Milwaukee Pub. Mus. Contr. Biol. Geol.* 4, 1–58.
- Dixon, J.R., Soini, P., 1986. The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. *Milwaukee Pub. Mus.* vii + 154.
- Du, W. G., Yan, S. J., Ji, X., 2000. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *J. Therm. Biol.* 25, 197–202.
- Eva, H.D., Huber, O. (Eds.), 2005. A proposal for defining the geographical boundaries of Amazonia. *Office for Official Publications of the European Communities*, pp 1–52.
- Fearnside, P.M., 2009. A vulnerabilidade da floresta amazônica perante as mudanças climáticas. *Oecol. brasil.* 13, 609–618.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125:1–15.
- Felsenstein, J., 2004. Inferring Phylogenies. *Sinauer, Sunderland, Massachusetts*.
- Fitch, H.S., 1968. Temperature and behavior of some equatorial lizards. *Herpetologica* 24, 35–38.
- Heatwole, H.F., Taylor, J., 1987. Ecology of Reptiles. *Surrey Beatty and sons PTY Limited, Sydney*. 325p.
- Henderson, R.W., Powell, R. 2009. Natural history of West Indian Reptiles and Amphibians. *Univ. Florid Press, Gainesville*.
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479–485.
- Huey, R.B., 1975. Ecology of lizard thermoregulation. *Ph. D. Diss., Harvard Univ.*
- Huey, R.B., 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. Pp. 25–91. *In: Gans, C., Pough, F.H. (eds.). Biology of the Reptilia, vol. 12. Physiological Ecology. Academic Press, New York.* 536p.
- Huey, R.B., Kingslover, J.G., 1993. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *The Am. Nat.* 142, S21–S46.
- Huey, R.B., Slatkin, M., 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quart. Rev. Biol.* 51, 363–384.
- Huey, R.B., Stenvenson, R.D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms. *Am. Zool.* 19, 357–366.

- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Pérez, H.J.A., Garland, T., Jr., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proc. of the Royal Society B*. pp 1-10. doi: 10.1098/rspb.2008.1957
- Irschick D.J., Garland, T., Jr., 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 32, 367–396.
- Ji, X., Du, W., Sun, P., 1996. Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. *J. Therm. Biol.*, 21, 155–161.
- Ji, X., Sun, P.Y., Du, W.G., 1997. Selected body temperature, thermal tolerance and food assimilation in a viviparous skink, *Sphenomorphus indicus*. *Netherlands J. Zool.* 47, 103–110.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold blooded” animals against climate warming. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 106, 3835–3840.
- Kiefer, M.C., Van Sluys, M., Rocha, C.F.D., 2005. Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: do body temperatures vary along their geographic range? *J. Therm. Biol.* 30, 449–456.
- Kiefer, M.C., Van Sluys, M., Rocha, C.F.D., 2007. Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. *Acta Zool.* 88, 81–87.
- Kohlsdorf, T., Navas, C. A., 2006. Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropidurinae Lizards. *Evol. Ecol.* 20.6, 549–564.
- Kubisch, E.L., Corbálan, V., Ibarguengoytía, N.R., Sinervo, B., 2016. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Can. J. Zool.* 94, 49–59.
- Licht, P., Dawson, W.R., Shoemaker, V.H., Main, A.R. 1966. Observations on the thermal relations of Western Australian lizards. *Copeia* 1966, 97–110.
- Magnusson, W.E., Paiva, L.J.D., Rocha, R.M.D., Franke, C.R., Kasper, L.A., Lima, A.P., 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. *Herpetologica* 41, 324–332.
- Meiri, S., Bauer, A., Chirio, L., Colli, G.R., Das, I., Doan, T.M., Feldman, A., Herrera, F.C., Novosolov, M., Pafilis, P., Pincheira-Donoso, D., Powney, G., Torres-Carvajal, O., Uetz, P., Van Damme, R., 2013. Are lizards feeling the heat? A tale of ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecol. Biogeogr.* 22,834–845.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., 2003. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia* 2003, 285–298.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., Costa, G.C., Franca, F.G.R., Garda, A.A., Peres, A.K., 2006a. At the water’s edge: ecology of semiaquatic teiids in Brazilian Amazon. *J. Herpetol.* 40, 221–229.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., Franca, F.G.R., Vitt, L.J., 2006b. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia* 2006, 460–471.

- Miranda, J.P., Ricci-Lobao, A., Rocha, C.F.D., 2010. Influence of structural habitat use on the thermal ecology of *Gonatodes humeralis* (Squamata: Gekkonidae) from a transitional forest in Maranhao, Brazil. *Zoologia* 27, 35–39.
- Moberly, W.R., 1968. The metabolic responses of the common iguana, *Iguana iguana*, to activity under restraint. *Comp. Biochem. Physiol.* 27, 1–20.
- Nunes, V.S., 1984. Ciclo de atividade e utilização do habitat por *Gonatodes humeralis* (Sauria: Gekkonidae) em Manaus, Amazonas *Dep. Zool., Univ. Fed. do Paraná*, 1984.
- Paranjpe, D.A., Cooper, R.D., Patten, A., Sinervo, B., 2012. Measuring thermal profile of reptiles in laboratory and field. In *Proceedings of Measuring Behavior 2012, 8th International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research (Utrecht, The Netherlands, August 28–31)*.
- Pearson, R.G. and Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol. Biogeogr.* 12, 361–371.
- Pough, F.H., Gans, C., 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. In *Gans, C., Pough, F.H. (Eds): Biology of the Reptilia, Vol. 12: Physiological Ecology*, pp. 17–23. Academic Press, New York, NY.
- R Development Core Team., 2012. R: A Language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. www.R-project.org
- Recoder, R., Teixeira, M., Camacho, A., Rodrigues, M.T., 2012. Natural history of the tropical gecko *Phyllopezus pollicaris* (Squamata, Phyllodactylidae) from a sandstone outcrop in Central Brazil. *Herpetol. Notes* 5, 49–58.
- Rocha, C.F.D., Van Sluys, M., Vrcibradic, D., Kiefer, M.C., Menezes, V.A., Siqueira, C.C., 2009. Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. *Oecol. Brasil* 13, 115–131.
- Sartorius, S.S., Vitt, L.J., Colli, G.R., 1999. Use of naturally and antropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biol. Conserv.* 90, 91–101.
- Savage, J.M., 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. *The University of Chicago Press, Chicago*.
- Scharf, I., Feldman, A., Novosolov, M., Pincheira-Donoso, D., Dias, I., Bohm, M., Uetz, P., Torres-Carvajal, O., Bauer, A., Roll, U and Meiri, S. 2015. Late bloomers and baby boomers: ecological drivers of longevity in squamates and the tuatara. *Global Ecol. Biogeogr.* 24, 396–405.
- Seebacher, F., Franklin, C.E., 2012. Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Phil. Trans. Royal Soc. B*, 367, 1607–1614.
- Sears M.W., Raskin, E., Angilletta, M.J., Jr., 2011. The world is not flat: Defining relevant thermal landscapes in the context of climate change. *Integr Comp Biol* 51(5):666–675.
- Sears, M.W., Angilletta, M.J. Jr., Schuler, M.S., Borchert, J. Dilliplane, K.F., Stegman, M., Rusch, T.W., Mitchell, W.A., 2016. Configuration of the thermal landscape determines thermoregulatory performance of ectotherms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 10595–10600.
- Sgrò, C., Lowe, A.J., Hoffmann, A.A., 2011. Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evol. Appl.* 4, 326–337.

- Simmons, P.M., Greene, B.T., Williamson, K.E., Powell, R., Parmerlee J.S., Jr., 2005. Ecological interactions within a lizard community on Grenada. *Herpetologica* 61, 124–134
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínéz-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F., Ibargüengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science (New York, N.Y.)* 328, 894–899.
- Stearns, S.C. and Koella, J.C., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40, 893-913.
- Stamps, J.A., Crews, D., 1976. Changes in reproduction and social behavior in the lizard *Anolis aeneus*. *Copeia* 3, 467–476.
- Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Deutsch, C.A., 2008. Putting the heat on tropical animals. *Science* 320, 1296.
- Tracy, C.R., Nussear, K.E., Esque, T.C., Dean-Bradley, K., Tracy, C.R., DeFalco, L.A., Castle, K.T., Zimmerman, L.C., Espinoza, R.E., Barber, A.M., 2006. The importance of physiological ecology in conservation biology. *Integr. Comp. Biol.* 46, 1191–1205.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Verheyen, R.F., 1991. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut–passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Funct. Ecol.* 5, 507–517.
- Velásquez, J., González S., L.A., Arcas, A.P., 2011. Ecología térmica y patrón de actividad del lagarto *Anolis onca* (Squamata: Polychrotidae) en la península de araya, venezuela SABER. *Revista Multidisciplinaria del Cons. de Invest. Univ. Oriente* 23.1: 5-12.
- Vieira, G.H.C., Mesquita, D.O., Kitayama, K., Colli, G.R., 2000. *Micrablepharus atticolus* Natural History. *Herpetol. Rev.* 31, 241–242.
- Vitt, L.J., 1991a. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *J. Herpetol.* 25, 79–90.
- Vitt, L.J. 1991b. Ecology and life history of the wide-foraging lizard *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. *Can. J. Zool.* 69, 2791–2799.
- Vitt, L.J. 1993. Ecology of isolated open formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Can. J. Zool.* 71, 2370–2390.
- Vitt, L.J., 1995. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. *Occ. Pap. Oklahoma Mus. Nat. Hist.* 1, 1–29.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S. 1998. Ecology of two sympatric species of *Neusticurus* (Sauria: Gymnophthalmidae) in the western Amazon of Brazil. *Copeia* 1998, 570–582.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P., 1993. Ecological observations on Cerrado lizards in Rondônia, Brazil. *J. Herpetol.* 27, 46–52.
- Vitt, L.J., Carvalho, C.M. 1992. Life in the trees: the ecology and life history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the lavrado area of Roraima, Brazil, with comments on the life histories of tropical teiid lizards. *Can. J. Zool.* 70, 1995–2006.
- Vitt, L.J., Carvalho, C.M. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of northern Brazil. *Copeia* 1995, 305–329.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. 1996a. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Can. J. Zool.* 74, 1313–1335.

- Vitt, L.J., Zani, P.A., 1996b. Ecology of the elusive tropical lizard *Tropidurus* (= *Uracentron*) *flaviceps* (Tropiduridae) in lowland rain forest of Ecuador. *Herpetologica* 52, 121–132.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. 1997. Ecology of the nocturnal lizard *Thecadactylus rapicauda* (Sauria: Gekkonidae) in the Amazon Region. *Herpetologica* 53, 165–179.
- Vitt, L.J., Zani, P.A., 1998. Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the northern Amazon of Brazil. *J. Trop. Ecol.* 14, 63–86.
- Vitt, L.J., Zani, P.A., Caldwell, J.P., Carillo, E.O., 1995. Ecology of the lizard *Kentropyx pelviceps* (Sauria: Teiidae) in lowland rain forest of Ecuador. *Can. J. Zool.* 73, 691–703.
- Vitt, L.J., Zani, P.A., Caldwell, J.P., 1996. Behavioural ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 12, 81–101.
- Vitt, L.J., Zani, P.A., Avila-Pires, T.C.S., 1997. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (= *Plica*) *umbra* in the Amazon region. *Can. J. Zool.* 75:1876–1882.
- Vitt, L.J., Souza, R.A., Sartorius, S.S. Avila-Pires, T.C.S., Espósito, M.C., 2000. Comparative ecology of sympatric *Gonatodes* (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. *Copeia* 2000, 83–95.
- Vitt, L. J., Sartorius, S. S., Avila-Pires, T. C. S., Esposito, M. C., 2001a. Life at the river's edge: ecology of *Kentropyx altamazonica* in Brazilian Amazonia. *Can. J. Zool.* 79: 1855–1865.
- Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Avila-Pires, T.C.S., Esposito, M.C., 2001b. Life on the Leaf Litter: The ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon *Copeia* 2001, 401–412.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Zani, P.A., Esposito, M.C., 2002. Life in shade: the ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar Anoles. *Copeia* 2002, 275–286.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Esposito, M.C., Sartorius, S.S., Zani, P.A., 2003a. Sharing Amazonian rain-forest trees: ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *J. Herpetol.* 37, 276–285.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Zani, P.A., Esposito, M.C., Sartorius, S.S., 2003b. Life at the interface: ecology of *Prionodactylus oshaughnessyi* in the western Amazon and comparisons with *P. argulus* and *P. eigenmanni*. *Can. J. Zool.* 81, 302–312.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Zani, P.A., Sartorius, S.S., Esposito, M.C., 2003c. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Can. J. Zool.* 81, 142–156.
- Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Avila-Pires, T.C.S., Zani, P.A., Esposito, M.C., 2005. Small in a big world: Ecology of leaf-litter geckos in New World tropical forests. *Herpetol. Monogr.* 19, 137–152.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Esposito, M.C., Sartorius, S.S., Zani, P.A., 2007. Ecology of *Alopoglossus angulatus* and *A. atriventris* (Squamata: Gymnophthalmidae) in western Amazonia. *Phyllomedusa* 6, 11–21.
- Vitt, L.J., Shepard, D.B., Vieira, G.H.C., Caldwell, J.P., Colli, G.R., Mesquita, D.O., 2008. Ecology of *Anolis nitens brasiliensis* in Cerrado Woodlands of Cantão. *Copeia* 2008, 144–153.
- Vrcibradic, D., Rocha, C.F.D. 1998. The Ecology of the skink *Mabuya frenata* in an area of rock outcrops in southeastern Brazil. *J. Herpetol.* 32, 229–237.
- Werner, Y.L., 1980. Habitat-dependent thermal regimes of two Hawaiian geckos (Reptilia: Gekkonidae). *J. Therm. Biol.* 15, 281–290.

Yannas, S., Maldonado, E., 1995. Designing for summer comfort - Chap. 4: Thermal Inertia. eds. *Pascool handbook Architectural Association Graduate School, London.*

Zajitschek, S.R.K., Zajitschek, F., Miles, D.B., Clobert, J., 2012. The effect of coloration and temperature on sprint performance in male and female wall lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 107, 573–582.

Zheng, Y., Wiens, J.J., 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molec. Phylog. Evol.* 94, 537–547.

Zimmerman, B.L., Rodrigues, M.T., 1990. Frogs, snakes, and lizards of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. In: A.H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests: 426–454.* Yale Univ. Press, London.

Legend of figures.

Fig 1. Frequency distribution of temperatures in heliotherms and thermoconformers for each thermal trait evaluated. Values of temperature (x-axis) correspond to the mean value for each species.

Fig 2. Range of each thermal trait evaluated in heliotherms and thermoconformers. Bars indicate minimum and maximum values, dots the mean value for each species.

Fig 3. Thermal performance curves and mean values of thermal traits of A) *Chatogekko amazonicus*; B) *Gonatodes humeralis*; C) *Copeoglossum nigropunctatum*; D) *Norops fuscoauratus*; E) *Plica plica*; F) *Arthrosaura kockii*; G) *Arthrosaura reticulata*; H) *Leposoma percarinatum*; I) *Ameiva ameiva*; and J) *Cnemidophorus cryptus*. Gray shaded region shows the 95% confidence interval. Black points represent the results of individual tests at different body temperatures: 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C, 40°C and 43°C for heliotherms and 20°C, 25°C, 30°C and 35°C for thermoconformers. Short vertical black lines indicate the number of trials at each temperature. Black lines at the curves' extremes are the critical thermal minimum ($C_{t_{min}}$) and critical thermal maximum ($C_{t_{max}}$). T_{opt} =Optimal temperature; T_b =Body temperature; T_{pref} =Preferred temperature; $V_{t_{min}}$ =Minimum voluntary temperature; $V_{t_{max}}$ =Maximum voluntary temperature.

Fig 1.

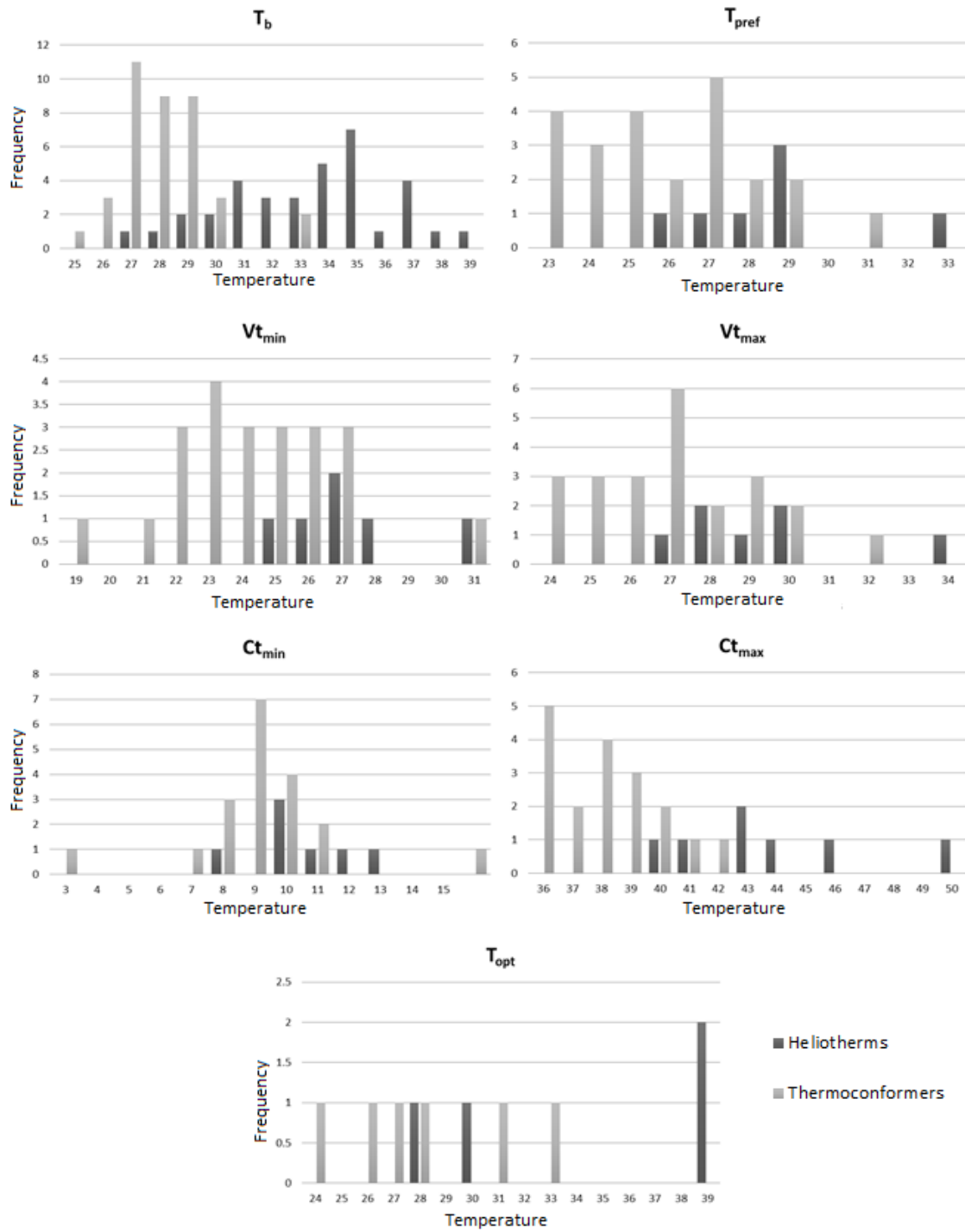


Fig 2.

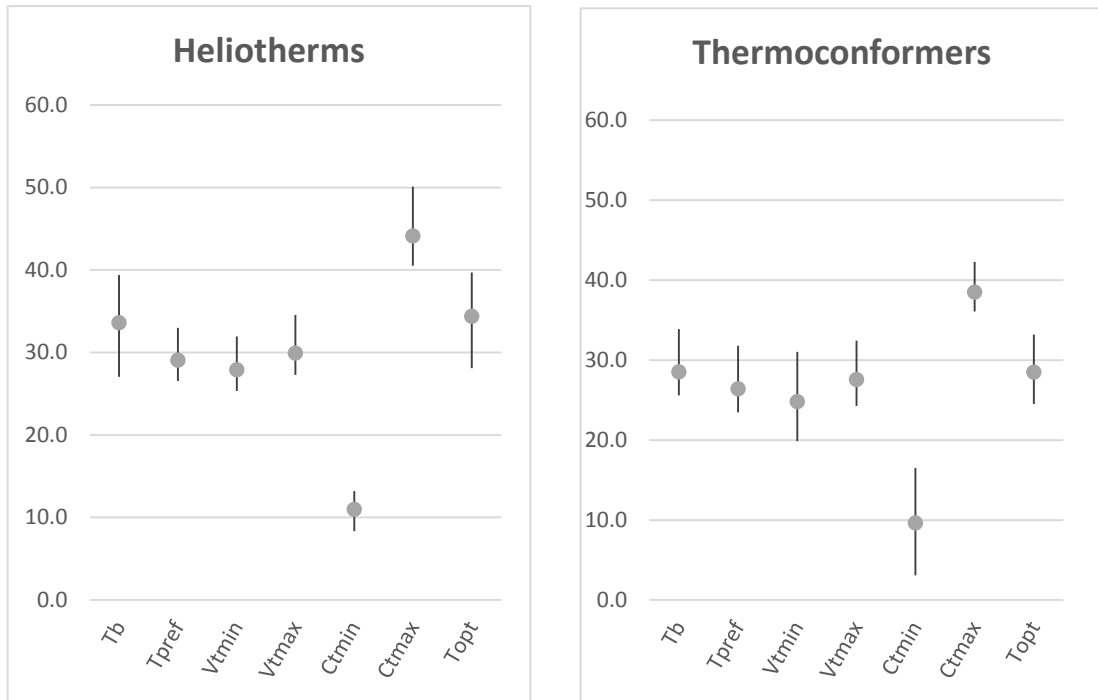


Fig. 3

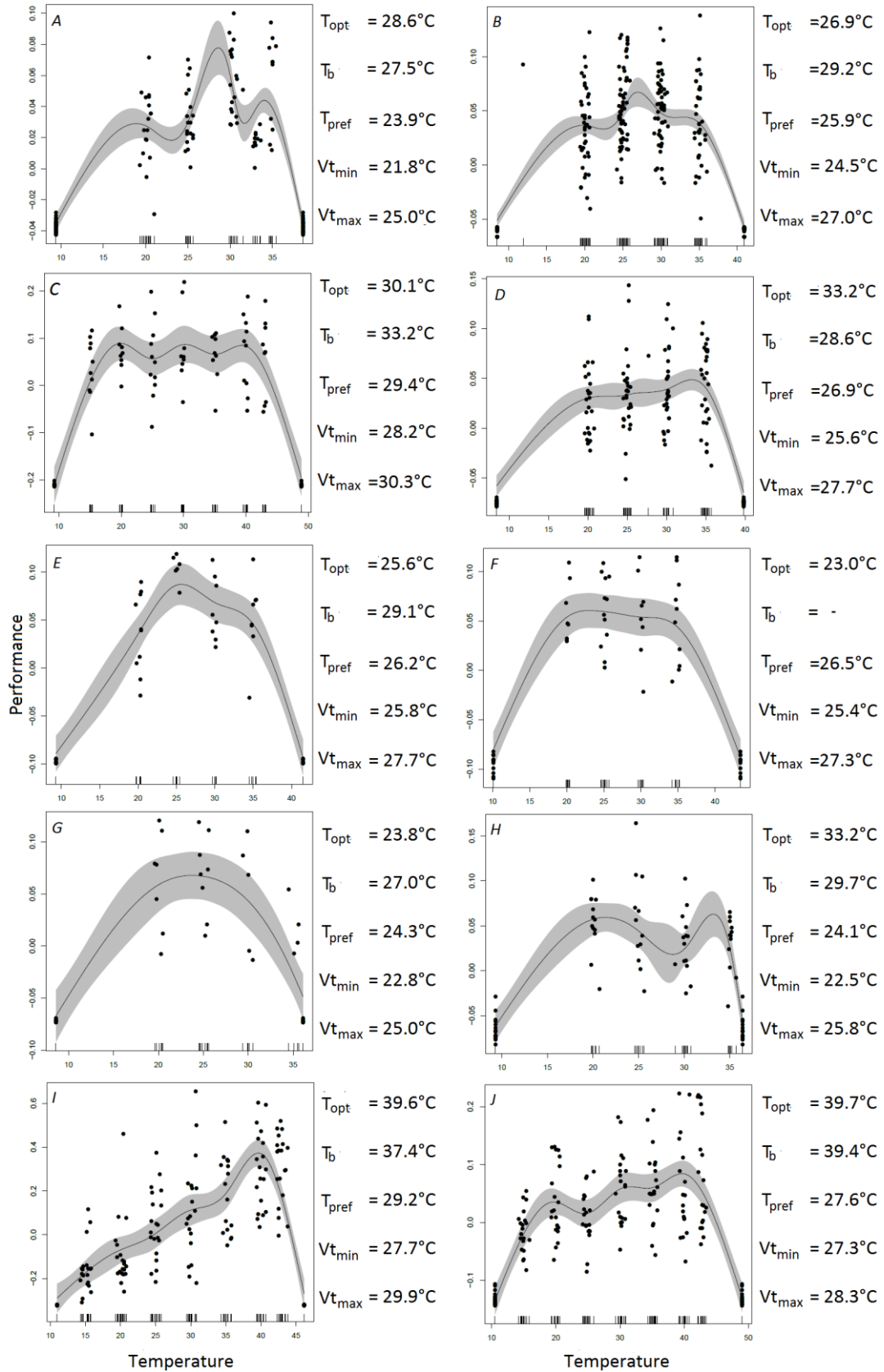


Table 1. Thermal characteristic data for studied lizards. ActP=Activity period (D=Diurnal, N=Nocturnal, C=Cathemeral); EAR=Earliest Activity Record; LAR=Latest Activity Record; T_b=Body temperature (mean and range); T_{sub}= Substrate temperature (mean); T_{air}=Air temperature (mean); T_{pref}=Preferred temperature (mean and range); V_{tmin}=Minimum voluntary temperature; V_{tmax}=Maximum voluntary temperature; Ct_{min}=Critical thermal minimum; Ct_{max}=Critical thermal maximum; T_{opt}=Optimal temperature; SVL=Snout-vent length; SR=Study region (A=Amazonia rainforest; AF=Brazilian Atlantic Forest; C=Central America; Ca= Brazilian Caatinga; Ce= Brazilian Cerrado; L= Brazilian Lavrado). Number of analyzed specimens in parenthesis after mean values. Species in bold are consider heliotherms in literature.

Species	ActP	EAR	T _b	T _{sub}	T _{air}	T _{pref}	V _{tmin}	V _{tmax}	Ct _{min}	Ct _{max}	T _{opt}	SVL	SR
		LAR											
GEKKONIDAE													
<i>Hemidactylus mabouia</i> ^{1,31}	N	-	27.4 (116) 20.6-29.6	25.6	24.9	27.4 (10) 18.9-33.8	23.7 (10)	26.1 (10)	10.6 (9)	36.1 (9)	-	50.3 (10)	A, L
<i>Hemidactylus palaichthus</i> ^{28,36}	N	18:00h 22:00h	26.7 (76) 24.2-33.2	25.4	25.2	-	-	-	-	-	-	48.8 (8)	A, L
PHYLLODACTYLIDAE													
<i>Gymnodactylus amarali</i> ^{4,16}	N	-	30.2 (28) 26.2-34.1	26.8	26.5	-	-	-	-	-	-	39.5 (370)	Ce
<i>Phyllopezus pollicaris</i> ^{4,2}	C	13:00h 24:00h	28.9 (10) 27.8-36.6	29.5	28.6	-	-	-	-	-	-	-	Ca, Ce
<i>Thecadactylus rapicauda</i> ^{1,9,29,31}	N	20:00h 23:00h	26.9 (80) 24.2-28.6	26.2	26	28.0 (6) 21.8-33.8	27.9 (6)	30.6 (6)	3.1 (2) (3)	38.4 (3)	-	110.0 (7)	A
SPHAERODACTYLIDAE													
<i>Chatogekko amazonicus</i> ^{1,42}	D	09:00h 17:30h	27.5 (36) 24.6-30.2	27.5	27.9	23.9 (119) 16.1-39.5	21.8 (119)	25.0 (119)	9.4 (37)	38.6 (37)	28.6 (24)	20.4 (112)	A
<i>Coleodactylus septentrionalis</i> ⁴²	D	09:00h 15:00h	27.4 (50) -	-	27.4	-	-	-	-	-	-	26.9 (1)	A
<i>Gonatodes annularis</i> ^{1,2}	D	12:30h 15:30h	-	-	-	31.8 (14) 31-32.5	31.0 (14)	32.5 (14)	16.5 (14)	-	-	33 (1)	A

<i>Gonatodes concinnatus</i> ²⁹	D	09:30h	27.0 (156)	25.5	25.9	-	-	-	-	-	-	43.3 (1)	A
		15:00h	25.2-30.3										
<i>Gonatodes hasemani</i> ³⁵	D	07:00h	30.6 (22)	27	26.9	-	-	-	-	-	-	39.9 (1)	A
		19:00h	28.2-33.2										
<i>Gonatodes humeralis</i> ^{1, 2, 17, 35}	D	07:00h	29.2 (110)	27.3	27.3	25.9 (221)	24.5 (221)	27.0 (221)	8.5 (68)	40.9 (68)	26.9 (66)	36.7 (186)	A
		19:00h	24.8-30.4										
DACTYLOIDAE													
<i>Dactyloa punctata</i> ^{1, 39}	D	10:00h	29.2 (32)	28.1	28	27.2 (4)	23.8 (4)	30.7 (4)	8.0 (2)	39.6 (2)	-	77.9 (5)	A
		17:00h	25.8-32										
<i>Dactyloa transversalis</i> ^{1, 39}	D	08:00h	29.0 (12)	26	26.3	23.5 (1)	24.0 (1)	24.3 (1)	10.6 (1)	36.1 (1)	-	76.5 (2)	A
		16:00h	25.4-29.7										
<i>Norops auratus</i> ²⁸	D	09:00h	33.9 (36)	29.9	29.2	-	-	-	-	-	-	43.9 (123)	A
		17:30h	30.2-37.2										
<i>Norops brasiliensis</i> ⁴⁴	D	08:00h	30.6 (46)	30.2	31	-	-	-	-	-	-	65.3 (36)	Ce
		17:00h	26.5-34.6										
<i>Norops chrysolepis</i> ¹	D	09:30h	-	-	-	30.0 (13)	22.3 (13)	27.0 (13)	10.0 (9)	38.3 (9)	-	46.1 (13)	A
		16:00h	-										
<i>Norops fuscoauratus</i> ^{1, 41}	D	08:30h	28.6 (86)	27	27	26.9 (154)	25.6 (154)	27.7 (154)	8.4 (61)	39.8 (61)	33.2 (30)	43.6 (122)	A
		17:30h	25.7-33.8										
<i>Norops ortonii</i> ¹	D	08:30h	30.3 (7)	28	27.5	27.6 (15)	26.6 (15)	28.7 (15)	9.7 (4)	42.3 (4)	-	44.0 (11)	A
		16:00h	27.5-31.2										
<i>Norops planiceps</i> ^{1, 20, 40}	D	-	28.3 (19)	26.1	26.2	29.1 (16)	27.5 (16)	29.3 (16)	9.6 (11)	40.3 (11)	-	55.7 (13)	A
		-	26.3-30.8										
<i>Norops scypheus</i> ^{2, 37, 38}	D	-	27.3 (36)	26.6	26.3	-	-	-	-	-	-	-	A
		-	24.8-28.8										
<i>Norops tandai</i> ²⁷	D	08:00h	27.7 (33)	27	26.9	-	-	-	-	-	-	-	Ce
		17:00h	25.2-31.2										
<i>Norops trachyderma</i> ^{29, 38}	D	09:00h	27.8 (31)	26.9	26.9	-	-	-	-	-	-	53.1 (1)	A
		16:00h	25.6-29.8										

HOPLOCERCIDAE

<i>Enyalioides laticeps</i> ²⁹	D	09:00h	25.6 (6)	25.3	25.7	-	-	-	-	-	-	114.0 (1)	A
		15:00h	25-26.1										

IGUANIDAE

<i>Iguana iguana</i> ^{3,18}	D	-	35.3 (6)	28.5	28.5	-	-	-	-	-	-	387.5 (1)	C
			26.7-42.4										

POLYCHROTIDAE

<i>Polychrus acutirostris</i> ²⁴	D	09:00h	35.0 (8)	32.6	30.7	-	-	-	-	-	-	125.1 (1)	Ca
		15:00h	34.2-36.4										

<i>Polychrus marmoratus</i> ¹	D	-	29.0 (1)	26.1	26.2	-	-	-	-	-	-	127.5 (1)	A
			-										

TROPIDURIDAE

<i>Plica plica</i> ^{1, 10, 22}	D	08:00h	29.1 (56)	27.8	27.4	26.2 (23)	25.8 (23)	27.7 (23)	9.3 (17)	41.5 (17)	25.6 (10)	109.1 (21)	A
		18:00h	25.6-33.8										

<i>Plica umbra</i> ^{1, 29, 34}	D	09:30h	28.7 (38)	27.6	27.6	27.9 (22)	26.1 (22)	28.0 (22)	11.2 (22)	38.7 (22)	-	85.0 (19)	A
		14:00h	24.8-32.0										

<i>Stenocercus roseiventris</i> ¹	D	09:00h	28.2 (3)	27.6	28	-	-	-	-	-	-	85.0 (1)	A
		14:30h	26.2-32.0										

<i>Tropidurus hispidus</i> ^{1,33}	D	10:30h	34.2 (130)	33.1	30.3	29.1 (2)	28.8 (2)	30.1 (2)	13.2 (2)	43.1 (2)	-	96.8 (82)	A, Ce
		17:00h	30.6-39.6										

<i>Tropidurus insulanus</i> ^{10, 16}	D	-	34.5 (51)	30	28.1	-	-	-	-	-	-	75.2 (-)	Ce
			-										

<i>Tropidurus oreadicus</i> ¹³	D	08:30h	32.9 (159)	30.4	28.7	-	-	-	-	-	-	-	Ce
		18:00h	32.0-38.1										

<i>Uracentron flaviceps</i> ³⁰	D	08:30h	31.2 (22)	27.9	27.6	-	-	-	-	-	-	107.3 (11)	A
		17:30h	25-36.7										

<i>Uranoscodon superciliosus</i> ¹	D	11:00h	27.8 (24)	27.3	27.1	28.3 (7)	27.0 (7)	29.5 (7)	11.3 (5)	39.5 (5)	-	108.9 (7)	A
		16:00h	24.8-30.1										

SCINCIDAE

<i>Copeoglossum nigropunctatum</i> ^{1, 34}	D	10:00h	33.2 (121)			29.4 (28)	28.2	30.3	10.9	44.1	30.1	92.5	A	
		16:00h	28.0-37.4	29.9	28.7	22.2-33.5	(28)	(28)	(21)	(21)	(11)	(24)		
<i>Notomabuya frenata</i> ²²	D	07:00h	31.8 (145)									56.7	AF	
		18:00h	21.7-37	26.2	26.4	-	-	-	-	-	-	(56)		
<i>Varzea bistrata</i> ²⁶	D	08:00h	32.9 (11)									87.2	A	
		16:00h	27.6-36.8	-	-	-	-	-	-	-	-	(24)		
ALPOGLOSSIDAE														
<i>Alopoglossus angulatus</i> ^{1, 43}	D	10:00h	27.3 (10)			23.8 (3)	19.9	25.6		9.0 (2)	37.2		49.0	A
		17:00h	25.4-33.0	25.1	25.6	20.3-27.5	(3)	(3)			(2)		(3)	
<i>Alopoglossus atriventris</i> ^{2, 6, 43}	D	09:00h	28.2 (12)										53 (1)	A
		18:00h	24.9-34.0	25.9	26.4	-	-	-	-	-	-	-		
GYMNOPHTHALMIDAE														
<i>Arthrosaura kockii</i> ^{1, 2}	D	10:00h				26.5 (44)	25.4	27.3	10.1	43.4	23	30.3	A	
		15:00h	-	-	-	20.0-30.1	(44)	(44)	(29)	(29)	(12)	(42)		
<i>Arthrosaura reticulata</i> ^{1, 2}	D	09:00h	27.0 (34)			24.3 (45)	22.8	25.0	8.6	36.1	23.8	50.7	A	
		16:30h	23.8-28.2	25.9	26.1	15.4-27.7	(45)	(45)	(19)	(19)	(8)	(39)		
<i>Cercosaura argulus</i> ^{1, 8}	D	09:00h	29.0 (13)			25.7 (1)	25.5	28.0				34.5	A	
		16:00h	26.2-30.8	27.2	27.3	25.3-28.0	(1)	(1)				(1)		
<i>Cercosaura eigenmanni</i> ^{1, 2, 40}	D	09:30h	29.7 (20)			25.3 (3)	24.9	26.8				45.5	A	
		15:30h	27.6-31.9	27.7	27.4	25.0-25.7	(3)	(3)				(1)		
<i>Cercosaura manicata</i> ⁸	D		29.7 (2)										A	
			-	28	28	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Cercosaura ocellata</i> ^{1, 2, 40}	D	09:30h	28.1 (13)			27.8 (1)	26.6	29.8				52.2	A	
		15:00h	24-30.2	-	-	26.6-29.8	(1)	(1)				(2)		
<i>Cercosaura oshaughnessyi</i> ^{2, 29, 40}	D	09:00h	29.5 (13)									37.4	A	
		15:30h	26.2-30.8	26.7	26.7	-	-	-	-	-	-	(1)		
<i>Iphisa elegans</i> ^{2, 8}	D	09:00h	28.2(1)									46.7	A	
		17:00h	-	30.2	29.5	-	-	-	-	-	-	(3)		
<i>Leposoma guianense</i> ^{1, 2}	D	09:00h	-	-	-	25.5 (25)	23.53 (25)	27.9 (25)	10.4 (15)	37.3 (15)	-	28.5 (25)	A	

		17:00h				20.8-28.6									
<i>Leposoma osvaldoi</i> ^{1,2}	D	09:30h	-	-	-	24.3 (11)	24.7 (11)	27.2 (11)	9.9 (9)	36.4 (9)	-	29.6 (11)	A		
		15:30h				20.5-32.4									
<i>Leposoma percarinatum</i> ^{1,2}	D	08:00h	29.7 (8)			24.1 (36)	22.5 (36)	25.8 (36)	9.3 (20)	36.4 (20)	33.2 (17)	32.3 (32)	A		
		17:00h	28.2-31.8	26.7	26.6	13.4-31.9									
<i>Micrablepharus maximiliani</i> ^{13,22,27}	D	10:00h	29.1 (4)									36 (1)	Ce		
		18:00h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Potamites ecpleopus</i> ^{2,25}	D	08:30h	27.0 (63)									61.8 (1)	A		
		18:00h	23.8-31.8	25.5	26	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Potamites juruazensis</i> ²⁵	D	08:30h	26.4 (8)									41.6 (1)	A		
		16:30h	25.4-27.8	26.1	26	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Tretioscincus agilis</i> ^{1,2}	D	09:00h	-			28.6 (16)	26.2 (16)	28.9 (16)	11.1 (11)	40.5 (11)	-	52.2 (15)	A		
		14:00h	-	-	-	23.5-33.0									
TEIIDAE													A		
<i>Ameiva ameiva</i> ^{1,17}	D	10:00h	37.4 (283)			29.2 (80)	27.7 (80)	29.9 (80)	11.0 (47)	46.1 (47)	39.6 (20)	127.7 (68)	A		
		16:00h	26.2-41.7	32.2	30.3	18.5-38.3									
<i>Ameiva parecis</i> ¹¹	D	09:00h	38.2 (54)									64.5 (1)	A		
		13:00h	31.0-42.0	34.8	30.9	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Cnemidophorus cryptus</i> ^{1,11}	D	09:30h	39.4 (11)			27.6 (42)	27.3 (42)	28.3 (42)	8.4 (21)	50.1 (21)	39.7 (20)	65.4 (40)	A		
		16:00h	34.6-44.4	37.4	32.3	14.5-32									
<i>Cnemidophorus gramivagus</i> ^{11,16}	D	09:00h	37.6 (42)									56 (1)	A		
		14:00h	30.4-40.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i> ²⁸	D	09:00h	37.6 (96)									64.2 (1)	A		
		16:00h	29.1-40.7	37.2	31.6	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Crocodylurus amazonicus</i> ¹²	D	11:00h	31.2 (30)									220.0 (2)	A		
		16:00h	27.4-35.0	30.4	27.6	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Dracaena guianensis</i> ¹²	D		32.2 (1)									330 (1)	A		
			-	29	29	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Kentropyx altamazonica</i> ³⁶	D	09:30h	36.0 (66)	30.9	29.4	-	-	-	-	-	-	85 (1)	A		

		15:30h	28-41.2										
<i>Kentropyx calcarata</i> ^{1, 23}	D	10:00h	34.7 (99)	30.6	29	33.0 (48)	31.9	34.6	12.3	41.5	-	100.8	A
		16:00h	28.7-41.0										
<i>Kentropyx pelviceps</i> ^{29, 32}	D	10:00h	35.1 (143)	29.9	28.6	-	-	-	-	-	-	104.3	A
		16:00h	26-40.5										
<i>Kentropyx striata</i> ²⁸	D	09:00h	35.7 (111)	30.3	29.5	-	-	-	-	-	-	91.6	L
		17:00h	28.8-41.0										
<i>Salvator merianae</i> ²⁴	D	09:00h	35.0 (8)	32.6	31.2	-	-	-	-	-	-	-	Ca
		15:00h	34.2-36.4										
<i>Tupinambis longilineus</i> ¹	D		35.5 (3)	29.8	30	-	-	-	-	-	-	196.0	A
			33.5-37.2										
<i>Tupinambis quadrilineatus</i> ¹	D		37.2 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
			-										
<i>Tupinambis teguixin</i> ²⁸	D	09:30h	33.2 (11)	30.4	28.9	-	-	-	-	-	-	362.1	L
		15:30h	26.1-37.2										

¹This paper; ²Avila-Pires, 1995; ³Brattstrom, 1965; ⁴Colli *et al.*, 2003; ⁵Cruz *et al.* 1998; ⁶Dixon and Soini, 1975; ⁷Dixon and Soini, 1987; ⁸Fitch, 1968; ⁹Henderson and Powell, 2009; ¹⁰Kohlsdorf and Navas, 2006; ¹¹Mesquita and Colli, 2003; ¹²Mesquita *et al.*, 2006a; ¹³Mesquita *et al.*, 2006b; ¹⁴Nunes, 1984; ¹⁵Recoder *et al.*, 2012; ¹⁶Rocha *et al.*, 2009; ¹⁷Sartorius *et al.*, 1999; ¹⁸Savage, 2002; ¹⁹Simmons *et al.*, 2005; ²⁰Stamps and Crews, 1976; ²¹Velásquez *et al.*, 2011; ²²Vitt, 1991a; ²³Vitt, 1991b; ²⁴Vitt, 1995; ²⁵Vitt and Avila-Pires, 1998; ²⁶Vitt and Blackburn, 1991; ²⁷Vitt and Caldwell, 1993; ²⁸Vitt and Carvalho, 1995; ²⁹Vitt and Zani, 1996a; ³⁰Vitt and Zani, 1996b; ³¹Vitt and Zani, 1997; ³²Vitt *et al.*, 1995; ³³Vitt *et al.*, 1996; ³⁴Vitt *et al.*, 1997; ³⁵Vitt *et al.*, 2000; ³⁶Vitt *et al.*, 2001a; ³⁷Vitt *et al.*, 2001b; ³⁸Vitt *et al.*, 2002; ³⁹Vitt *et al.*, 2003a; ⁴⁰Vitt *et al.*, 2003b; ⁴¹Vitt *et al.*, 2003c; ⁴²Vitt *et al.*, 2005; ⁴³Vitt *et al.*, 2007; ⁴⁴Vitt *et al.*, 2008; ⁴⁵Vrcibradic and Rocha, 1998.

Table 2. Number of specimens and taxa used as source of data reported here for the first time (T_b =Body temperature; T_{pref} = Preferred temperature; VR=Voluntary Range).

	No. specimens	No. species	No. families
T_b	80	8	5
T_{pref} / VR	1010	27	9
Performance	254	10	6
Tolerance	485	26	8
Total	1829	71	28

Table 3. Mean values of body temperature (T_b), preferred temperature (T_{pref}) and minimum voluntary temperature ($V_{t_{min}}$) by family. The number of species in each family is in parenthesis. TrM=Thermoregulation mode (H=Heliotherm; M=Mixed; T=Thermoconformer).

Family	T_b	T_{pref}	$V_{t_{min}}$	TrM
Hopllocercidae (1)	25.6	-	-	T
Gekkonidae (2)	27.0	27.4	23.7	T
Alopoglossidae (2)	27.8	23.8	19.9	T
Sphaerodactylidae (6)	28.3	27.8	25.8	T
Gymnophthalmidae (15)	28.5	25.7	24.7	M
Phyllodactylidae (3)	28.7	28.0	27.9	M
Dactyloidae (11)	29.2	27.4	25.0	M
Tropiduridae (8)	30.8	27.9	26.9	M
Polychrotidae (2)	32.0	-	-	H
Scincidae (3)	32.6	29.4	28.2	H
Iguanidae (1)	35.3	-	-	H
Teiidae (15)	35.7	31.1	29.8	H

Table 4. Selected correlation structures (CS), associated Bayesian Information Criterion (BIC) and performance values (mid-level performance temperatures [MLT]; optimal temperature [T_{opt}]; best performance [BP]; critical thermal minimum [Ct_{min}]; and critical thermal maximum [Ct_{max}]) from thermal performance curves (TPC) of Amazonian lizards. Heliothermic species are shown in bold.

Species	CS	BIC (R^2)	MLT (°C)	T_{opt} (°C)	BP (m/s)	Ct_{min} (°C)	Ct_{max} (°C)
SPHAERODACTYLIDAE							
<i>Chatogekko amazonicus</i>	CorSpher/CorARMA	0.85	20.4-35.4	28.6	0.12	11.6	43.8
<i>Gonatodes humeralis</i>	CorRatio	0.80	19.5-35.4	27.0	0.12	8.4	41.0
SCINCIDAE							
<i>Copeoglossum nigropunctatum</i>	CorRatio	0.75	15.0-43.1	30.1	0.3	9.3	49.3
DACTYLOIDAE							
<i>Norops fuscoauratus</i>	CorSpher/CorARMA	0.75	19.8-35.0	31.9	0.12	8.5	44.2
TROPIDURIDAE							
<i>Plica plica</i>	CorGaus	0.87	19.7-35.4	26.0	0.18	7.8	44.7
GYMNOPHTHALMIDAE							
<i>Arthrosaura kockii</i>	CorAr1/CorARMA	0.74	19.9-34.8	28.1	0.17	9.0	49.6
<i>Arthrosaura reticulata</i>	CorGaus	0.79	19.8-34.5	24.5	0.14	8.6	42.3
<i>Leposoma percarinatum</i>	CorGaus	0.73	19.9-35.2	33.2	0.13	8.9	36.5
TEIIDAE							
<i>Ameiva ameiva</i>	CorRatio	0.66	25.6-43.5	39.6	0.69	9.9	46.1
<i>Cnemidophorus cryptus</i>	CorRatio	0.64	14.9-43.0	39.7	0.22	10.6	49.1

CLIMATE CHANGES AND THE VULNERABILITY OF AMAZONIAN LIZARDS

Diele-Viegas, L. M.¹, Sinervo, B. R.², Colli, G. R.³, Werneck, F.⁴, Caetano, G.⁵, Santos, J.⁶, Sette, C. M.⁷, Ávila-Pires, T. C. S.⁸

¹ Programa de pós graduação em Zoologia UFPA/MPEG, Belem, Para, Brazil,

Author for correspondence: luisa.mviegas@gmail.com

²University of California, Santa Cruz, California, United States.

³ Universidade de Brasilia, Brasilia, Distrito Federal, Brazil.

⁴ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus, Amazonas, Brazil.

⁵ Graduate program in Ecology and Evolutionary Biology UCSC, Santa Cruz, California, United States.

⁶ Postdoctoral BYU, Provo, Utah, United States.

⁷ Graduate program in Ecology and Evolutionary Biology UCSC, Santa Cruz, California, United States.

⁸ Museu Paraense Emílio Goeldi, Belem, Para, Brasil.

Abstract

The global warming has the potential to drive many species to extinction. Lizards are ectotherms and depend on the environmental temperature to thermoregulate, so the increase in temperatures predicted by the end of the XXI century may drive many species to experiences periods of thermic stress and thus to be vulnerable to the climate changes. In the tropics, the threat appears to be more worrying, although, at least in Amazonia, the species' thermal physiology is poorly known, hindering good estimates about their vulnerability to global warming. Therefore, here we model extinct/persistence status of 29 species of Amazonian lizards with available data on their thermal physiology. Some authors have been posited that thermoconformers are more vulnerable than heliotherms to climate changes, arguing that they are active at low body temperatures and are intolerant of warm temperatures, but other authors disagree. Here we also test the hypothesis that the extinction risk is unrelated to thermoregulatory mode, but is increased by low body temperatures, low hours of restrictions (i.e., the period when lizards are forced into retreat sites because environmental temperatures are too high) and high maximum environmental temperatures. Our results shows that Three out of 29 species are predicted to present a positive occurrence status, what means that territorial expansion should occur in the next years, and present a mean of 86.2% of expansion by 2050 and

63.3% by 2070. The other 26 species present a negative occurrence status, thus losing part of their occurrence area until 2070. These species present a mean of 64.3% of area loss by 2050, varying from 10.9% in *Leposoma percarinatum* to 90.7% in *Plica umbra*. By 2070, the mean reaches 80.7%, varying from 50.5% in *L. percarinatum* up to 96.5% in *Crocodylurus amazonicus*. Heliotherms presents higher mean losses of occurrence area than thermoconformers, although the predicted percentage values differs only 2.7% by 2070. We recovered heliotherms and thermoconformers with both high and low predicted percentages of area loss, and most of the species with predicted reductions in occurrence area present low body temperatures and/or low hours of restrictions. Therefore, our results are in agreement with the hypothesis tested. We also agree with the remark that tropical forest lizards would be markedly affected by global warming, by recovering a high vulnerability of Amazonian lizards to the climate changes. Thus, our results allows the researchers to survey extinctions by focusing on sites with predicted reductions of occurrence area for several species, and defines protection areas where lizards are predicted to persist or expand.

Key-Words: Amazonia, Global Warming, Lizards, Thermal Physiology, Species Distribution Modeling.

1. Introduction

The concentration of greenhouse gases has increased exponentially since the development of industrial activities in the middle of the XVIII century (Marengo 2006), and nowadays is higher than seen in the last 800 thousand years (IPCC 2014). Together with other anthropogenic factors, it is arguably the main cause of the global warming observed since the middle of the XX century: the Earth is about 0.85°C hotter, and the worse predictions indicate an increase in temperature of up to 4.8°C until the end of the XXI century (IPCC 2014).

Climate change threatens the global biodiversity, with the potential of driving to extinction many species (Bellard *et al.* 2012; Hof *et al.* 2011; Sinervo *et al.* 2010). In the tropics, the threat appears even more worrying (Tewksbury *et al.* 2008), since the acclimation capacity of the species appears to be more limited (Janzen 1967).

Environmental changes induce compensatory responses by the organisms. Climate changes can cause animals to disperse to more favorable environments, as well to adjust behavioral or physiologically, or even to adapt over generations to the new conditions (Paranjpe *et al.* 2013). The responses will depend not only on the magnitude of the environmental temperature shift and the temporal scale that it takes to happen, but also on the behavior, morphology, physiology and ecology of the organisms in question (Kearney & Porter 2004; Bradshaw & Holzapfel 2008). Alternatively, when the population is incapable to present sufficient compensatory responses to mitigate the climate change effects, it culminates in demographic collapse and extinction (Sinervo *et al.* 2010; Hoffman & Sgró 2011; Paranjpe *et al.* 2013).

Lizards are ectotherms and depend on the environmental temperature to thermoregulate. The maintenance of body temperature (T_b) within suitable limits is essential for a lizard's survival, once it affects the performance of several metabolic processes, from cardiovascular functions to locomotor capacity (Baker & White 1970; Stevenson *et al.* 1985). That is the reason for thermoregulation to have a high complexity level and present many mechanisms, such as thermoreception, hormonal control and metabolic shifts (Bogert 1959; Seebacher & Franklin 2005).

In the Neotropics, lizards' diversity is primarily composed by thermoconformers, which live in constant shading and track ambient air and surface temperatures (Huey 1982; Sinervo *et al.* 2010), even though they can present a certain degree of active thermoregulation, resulting in T_b s a little higher than air or substrate temperatures (Vitt *et al.* 1998). Heliotherms in turn are active thermoregulators and bask to achieve higher T_b s (Huey & Stevenson 1979).

Amazonia comprises almost 8 million square kilometers of tropical rainforest over nine South American countries (Eva *et al.* 2005), and it harbors more than 200 species of lizards. Many species of the tropics already experience T_b s above their physiological optimum and, for that reason, are already vulnerable to global warming (Huey *et al.* 2009). However, thermal physiology of Amazonian species is poorly known, hindering good estimates about their vulnerability to global warming.

Heliotherms present many behavioral strategies to avoid thermic stress, such as postural change and microenvironmental shifts (Heath 1965). In thermoconformers such strategies are less frequent because they live in a more thermally homogeneous place and

generally do not expose themselves to open areas with direct solar incidence, maintaining their T_b close to that of the environment (Huey 1982). Independent of such differences, periods of thermic stress should restrain the activity of both thermoconformers and heliotherms. As the periods of thermic stress increase, the number of hours of restriction (H_r) also increases and limits foraging, constraining costly metabolic functions, thereby undermining population growth rates and raising the population's extinction risk (Sinervo *et al.* 2010). Considering the differences in thermoregulation between heliotherms and thermoconformers, one might expect that the extinction risk would be different for each group, but Sinervo *et al.* (2010) obtained that this is not the case. Instead, they found extinction risk to be negatively related to T_b and to H_r , and positively related to maximum environmental temperatures. Here we model extinct/persistence status of 29 species of Amazonian lizards based on their thermal physiology and test the hypothesis proposed by Sinervo *et al.* (2010).

2. Materials and Methods

We surveyed data from literature and recovered T_b s on 16 species of Amazonian lizards and thermal preference on other 13 species, which were collected from 2014 to 2016 in five Amazonian localities — Floresta Nacional do Amapá (Amapá, Brazil, 0°55'N, 51°36'W); Floresta Nacional de Caxiuanã (Pará, Brazil, 1°27'S, 51°17'W); Reserva Florestal Adolpho Ducke (Manaus, Brazil, 2°57'S, 59°55'W); Los Amigos Biological Station (Peru, 12°34'S, 70°6'W); and Yasuni National Park (Ecuador, 1°5'S, 75°55'W) —, and one in an Amazonia–Cerrado ecotone — Centro de Pesquisas Canguçu (Tocantins, Brazil, 9°56'S, 49°47'W). Operative temperatures (T_{op}) were obtained with HOBO 2x External Temperature Data Logger installed inside the forest and in open areas. Temperature recordings were made every two minutes for each data logger during about 15 full days in each locality, in both dry and wet seasons. Each T_{op} was considered as the mean of temperatures per hour for each data logger installed. As described by Diele-Viegas *et al.* (chapter 1), the specimens were captured in the wild and taken to a field laboratory, where the snout-vent length were measured to 1mm with a vernier caliper and the experiments began.

Geographical distribution data used to model the species extinction/persistence status were surveyed from the literature and in the following biological collections: Coleção

Herpetológica Osvaldo Rodrigues da Cunha, MPEG, Belém/PA, Coleção de Anfíbios e Répteis do INPA, Manaus/AM e Coleção Herpetológica da UNB, Brasília/DF. Environmental data from present and future projections (2050 and 2070) were obtained from WorldClim Database (Hijmans *et al.* 2005), in 2.5 arc-minute resolution. Predictions were made on basis of the most optimistic (RCP4.5) of two intermediate scenarios of carbon dioxide emissions considered by IPCC (2014), based on factors such as population size, economic activity, life style, energy use, land use patterns, technology and climate policy. In this scenario, the increase of temperature by the end of 21st century is likely to be 1.1 to 2.6°C.

We made all analyses in the statistical software environment R 3.3.1. The species status was calculated by using a model based on the physiological limits that define a species' climatic tolerance and the empirical relationships between observed species distribution and environmental variables. The model was run in *Biomod2* package (Thuiller *et al.* 2016), having as informative variables the maximum voluntary temperature ($V_{t_{max}}$), the upper bound of preferred temperature (Kubisch *et al.* 2016); critical thermal minimum ($C_{t_{min}}$), which is the lower extreme temperature from which the animal starts its activity (Angilletta *et al.* 2002); thermoregulation mode; hours of restriction (H_r); and SVL. We used T_b instead of $V_{t_{max}}$ when this value was missing, and a standard value of 10°C for species without defined $C_{t_{min}}$ (based on the mean of all $C_{t_{min}}$ s available). Predictor variables (from WorldClim) were the mean of diurnal range (mean of monthly (max temp – min temp)), annual precipitation, precipitation of the coldest, warmest and wettest quarter, temperature seasonality (standard deviation*100), and maximum temperature of the warmest month. The model is supported by the ecological niche theory, which defines fundamental ecological niche as the environmental conditions within which a species can survive and grow (Hutchinson 1957). It assumes that niches are conservative over time and that a species' realized niche (or current distribution) represents the best indicator of its climatic requirements. It represents the climate component of the fundamental niche, or the 'climate niche' (Pearson & Dawson 2003), and provide a simulation of the potential magnitude and the broad pattern of future impacts on a species realized niche. It also provide insights into the biotic interactions, as well as anthropogenic constraints that affect a species' sensitivity to climate change (Preston *et al.* 2008).

To calculate H_r we associated T_{op} with $V_{t_{max}}$ (or T_b) and $C_{t_{min}}$ (or 10°C). We considered as H_r the cumulative hours that T_{op} exceeds $V_{t_{max}}$ or T_b , and they were calculated by Richard's curves (Richards 1959), that allow that the inflection point of the curve stays at any value between the minimum and maximum asymptote (Birch 1999), and is represented by the equation below, where $Asym$ is the upper asymptote, M is the coefficient of form, K is the slope coefficient and $Infl$ is the inflection coefficient:

$$H_r = Asym / ((1 + M * \exp(-K * (t_{air} - Infl)))^{1/M})$$

We used several algorithms to select the one with the highest values of significance through Relative Operating Characteristic (ROC) curves. These curves provide the area under the curve (AUC) that measure the discriminatory capacity of the model, allowing to interpret the results as the probability that the model can predict the location of a point of presence and other point of absence correctly (Fielding & Bell 1997; Giannini *et al.* 2012). The algorithms tested were Artificial Neural Networks (ANN), Generalized Additive Model (GAM), Geometric Brownian Motion (GBM), and Generalized Linear Model (GLM). We used a pattern value of 1000 pseudo-absence points to insure the accuracy of the model and generate distribution maps (Lobo & Tognelli 2011). The delimitation of current occurrence area were made considering data on altitude obtained through WorldClim (Hijmans *et al.* 2005). The maps were cropped to include all the extension of Amazonia (8, -48; 8, -78; -14, -48; -14, -78; latitude, longitude), which is the area we focus on. We excluded areas that the species were not known to occur and were considered not able to expand due to unsuitable habitats or biogeographic barriers, so that the extension of the Total Occurrence Area (TOA) were based on Model Estimated Area (MEA) – Suppressed Area (SA). Thus, we estimated the predicted species' occurrence area to 2050 and 2070, based in TOA and with a binary threshold value of 0.75, to set the percentage of reduction or expansion area forecast by the species.

3. Results

Physiological data, H_r , SVL and the algorithm selected for the 29 species are shown in Table 1. H_r vary from 0.03h in *Cnemidophorus lemniscatus* to 9.7h in *Chatogecko amazonicus*. GBM recovered the best AUC values for 26 species, varying from 0.73 in *Cercosaura eigenmanni* (good) to 0.96 in *Uracentron flaviceps* (Excellent). *Cnemidophorus cryptus* (AUC=0.88) and *Kentropyx altamazonica* (AUC=0.81) were best modeled by algorithm ANN and *Cnemidophorus gramivagus* (AUC=0.80) and *Crocodylurus amazonicus* (AUC=0.79) by algorithm GLM.

Three out of 29 species are predicted to present a positive occurrence status, what means that territorial expansion should occur in the next years, while all the others present a negative occurrence status, thus losing part of their occurrence area until 2070 (Table 2). Expanding species present a mean of 86.2% of expansion by 2050 and 63.3% by 2070. *Cnemidophorus lemniscatus* and *Tropidurus hispidus* present a decrease in the percentage of expansion from 2050 to 2070 (Fig. 1). *Cnemidophorus lemniscatus* increases its occurrence area in almost 90,000km² by 2050, but then it loses almost half of this increase (42,661km²) by 2070, presenting a final increase of about 47,500km² (Fig. 2A). *Norops auratus* presents a large expansion, since it increases its occurrence area in 153,630km² (almost 100%) by 2050 and more 32,585km² by 2070 (Fig. 2B). Finally, *Tropidurus hispidus* increases its occurrence area in 41,000km² by 2050, and loss about 9,500km² of this increase by 2070 (Fig. 2C).

We derived projections of occurrence reductions due to global warming for 26 species of Amazonian lizards (Fig. S1). These species present a mean of 64.3% of area loss by 2050, varying from 10.9% in *Leposoma percarinatum* to 90.7% in *Plica umbra*. By 2070, the mean reaches 80.7%, varying from 50.5% in *Leposoma percarinatum* up to 96.5% in *Crocodylurus amazonicus* (Fig. 3). Seven species present T_{bs} or $V_{t_{max}}$ higher than 30°C and extremely low values of H_r . From those, five species are heliotherms that present percentages of area lost higher than 80%, including *Crocodylurus amazonicus*, with the highest percentage (Fig. 4A). *Uracentron flaviceps* is also a heliotherm with high T_b and extremely low H_r , but it presents low percentage of area loss, reaching a maximum loss of 68.8% (Fig. 4B). *Gonatodes hasemani* (Fig. 4C) is the only thermoconformer that also shows this same pattern of T_b and H_r , reaching a maximum loss of 77.2%. Among the

species with T_b or $V_{t_{max}}$ lower than 30°C , ten present percentages of area lost higher than 80%, varying from 80.7% in *Leposoma osvaldoi* (Fig. 5A) to 95.7% in *Plica umbra* (Fig. 5B). All of them are thermoconformers with H_r varying from 0.9h to 9.7h. Other nine species present percentages of predicted losses lower than 80%, varying from 50.5% in *Leposoma percarinatum* (Fig. 6A) to 79.8% in *Alopoglossus angulatus* (Fig. 6B). Among these species, three are heliotherms with H_r varying from 1.5h to 2.1h, while other six species are thermoconformers with H_r varying from 1.2h to 7.2h. Considering all species, heliotherms present lower mean values of H_r than thermoconformers (0.9h against 3.8h), and higher mean T_{bs} (32.3°C against 28.3°C). They also present higher percentages of area lost, with mean loss of 69.6% by 2050 (against 61.5% for thermoconformers) and 82.5% by 2070 (against 79.8% for thermoconformers).

4. Discussion

GBM was the algorithm that recovered the best ROC values. It is a method with a high level of flexibility in fitting complex responses (Elith *et al.* 2006), whose predictions are combined to give more robust estimates of the relationship between species distribution and environmental variables (Friedman *et al.* 2000). Besides, it presents an expressiveness higher than GAM and GLM, what means that GBM is better to demonstrate the complex relationships that exist in the data than the other two algorithms (Elith *et al.* 2006). GLM in turn, although presenting lower expressiveness in comparison with GBM, is a classic method to quantify the association between species information and environmental variables (Li & Wang 2013), and was the best algorithm recovered for two species. Other two species were best modeled by the algorithm ANN, which usually presents a good predictive performance, but it has the disadvantage of being a nontransparent method in which the weights are not interpretable due to the presence of hidden layers and the non-linearity of the activation function (Aertsen *et al.* 2010).

Sinervo *et al.* (2010) analyzed the possibility of local extinctions for 34 families, including Sphaerodactylidae, Polychrotidae, Tropiduridae, Gymnophthalmidae and Teiidae. According to their predictions, Sphaerodactylidae would not suffer impacts from climate change, but our predictions for *Chatogekko amazonicus* and *Gonatodes hasemani*

is that they will lose part of their occurrence area by 2050 and more by 2070. Huey *et al.* (2009) also indicated that some *Sphaerodactylus* species could be at risk, with some populations under thermal stress during the summer even in the present. For the other families Sinervo *et al.* (2010) predicted local extinctions, as we did here for most species we analyzed. Our predictions about the decrease in the occurrence area in most of our species is also in agreement with Sinervo *et al.* (2010) projections of local extinctions, once it result in species extinction probabilities of 20% by 2080, while we recovered mean losses of 80% of occurrence area for Amazonian species by 2070.

We predicted that three out of twenty-nine species might increase their area by 2070, whereas most may experience a decrease in their areas and thus be negatively affected by global warming. Among the species with predicted decrease in occurrence area, heliotherms presents higher mean losses of occurrence area than thermoconformers, although the predicted percentage values differs only 2.7% by 2070. Some heliotherms present low percentages of area loss predicted, such as *A. kockii*, *U. flaviceps* and *T. agilis*, while some thermoconformers, in turn, present high percentages of area loss predicted, such as *C. amazonicus*, *P. umbra* and *Norops ortonii*. Thus, we recovered heliotherms and thermoconformers with both high and low predicted percentages of area loss, what is in agreement with the hypothesis proposed by Sinervo *et al.* 2010 that extinction risk was unrelated to thermoregulatory mode. Besides, 20 of our species with predicted decrease in their occurrence areas present low values of H_r and 19 species presents low values of $T_b/V_{t_{max}}$, both characters consider by Sinervo *et al.* (2010) as significant for the increase of the lizards' extinction risk.

Although Huey *et al.* (2009) suggest that thermoconformers would be more vulnerable to the global warming than heliotherms, what we and Sinervo *et al.* (2010) disagree, they also presented data suggesting that tropical forest lizards would be markedly affected by global warming, a result similar to ours. With the exception of the three species with predicted increase of area and the two *Cnemidophorus* with predicted area losses, all of our species are tropical forest dwellers and according to our models their populations would suffer large reductions due to climate warming. Logan *et al.* (2013, 2014, 2015), however, question if the high vulnerability predicted for these animals are not overestimated, arguing that possibilities of behavioral adjustments and physiological adaptations are not taken into account. Ecophysiological characters are posit to be good refinements to the model. Kearney *et al.* (2009) emphasizes that seasonal

timing of activity, including reproductive activity, can be an important determinant of a species' ability to tolerate climate change. Sinervo *et al.* (2010) include reproductive activity in their model, but, in tropics, the breeding period tends to be long, sometimes lasting almost all year (Ávila-Pires 1995). Even so, for some species, such as the viviparous scincids, this variable can be fundamental. Kubish *et al.* (2016) suggest the inclusion of more life-cycle stages to the assessment of extinction risk, based in the statement that thermal environment can also affect development and newborn survival (Elphick & Shine 1998). They predicted the local extinction risk of three species of lizard from Patagonia, by using the model proposed by Sinervo *et al.* 2010, but considering locomotor performance and reproduction. Locomotor performance is related to the foraging mode: active foragers usually presents better endurance capacity (i. e. length of time an activity can be sustained or maximal sustained speed; Bennett & Licht 1973), which is correlated with maximal rates of metabolism (Bennett 1982, 1991). Sit-and-wait foragers in turn usually present good sprint performance, by moving fast, but only short distances at a time (Huey *et al.* 1984).

Global warming is expected to drive widespread extinctions along the entire globe, and even with global efforts to reduce CO₂, the projections by 2050 are unlikely to be avoid (Sinervo *et al.* 2010). The forest is also forecast to be affect by the climate changes, with some projections of savannization of part of Amazonia, especially in the southeast, a process that is intensified by deforestation and forest degradation due to human impact (Salazar *et al.* 2007; Fearnside 2009). The model used here takes into account not only environmental, but also physiological variables, but it should be noted that these scenarios are considered in absence of others variables that may influence the species responses to climate change as much as the variables considered by the model. Changes as cited above can also influence the animals' distributions, including lizards. Thus, refining the projections by adding more factors external to the species' biology, such as deforestation or savannization, will increase even more the model complexity and the accuracy of the projections. In spite of this remark, our projections shows a high vulnerability of Amazonian lizards to the climate changes, what allows the researchers to survey extinctions by focusing on sites with predicted reductions of occurrence area for several species, and defines protection areas where lizards are predicted to persist or expand.

Acknowledgements

We thank Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for financial support to a graduate fellowship to LMDV, and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) to a research fellowship to TCSAP. We are grateful to A.P. Costa, E. Pontes, G. Lima, L. Chrisley and L. Franco for their help with the fieldwork, and to D. Miles and M. Sturaro for the support in the analysis. We also thank the institutions for access to the databases containing the herpetological collections. JCS thanks the support of Jack W. Sites, Jr (BYU). This research was supported by Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Universidade Federal do Pará (UFPA). CNPq and FAPESPA [ICAAF number 011/2012 Sisbiota Herpeto-Helminto] and National Science Foundation – Emerging Frontiers [grant number 1241885, **Collaborative Research: “Quantifying Climate-forced Extinction Risks for Lizards, Amphibians, Fishes, and Plants”**], awarded to B. Sinervo, J. Pittermann, D.B. Miles, J.W. Sites, Jr., A. Bauer, and a several number of international collaborators.

References

Aertsen, W., Kint, V., Van Orshoven, J., Ozkan, K. & Muys, B. 2010. Comparison and ranking of different modelling techniques for prediction of site index in Mediterranean mountain forests. *Ecological Modelling* 221: 1119–1130.

Angilletta, M. J. Jr, Niewiarowski, P. H., Navas, C. A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249-268.

Avila-Pires, T. C. S., 1995. *Lizards of Brazilian Amazonia. Zoologische verhandelungen* 299(1): 1-706.

Baker, L. A., & F. N. White. 1970. Redistribution of cardiac output in response to heating in *Iguana iguana*. *Comp. Biochem. Physiol.* 35:253-262.

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*. 15, 5–377.

Bennett, A. F., 1982. The energetics of reptilian activity. In: *Gans, C. & Pough, F.H. (eds) Biology of the Reptilia, vol 13. Academic Press, New York, pp 155–199*

Bennett, A. F., 1991. The evolution of activity capacity. *Journal of Experimental Biology*, 160:1-23.

Bennett, A. F. & Licht, P. 1973. Relative contributions of anaerobic and aerobic energy production during activity in Amphibia. *Journal of Comparative Physiology*, 81:277-288.

Birch, C. P. D., 1999. A New Generalized Logistic Sigmoid Growth Equation Compared with the Richards Growth Equation. *Annals of Botany*, 83:713-723.

Bogert, C. M., 1959. How reptiles regulate their body temperature. *Scientific American* 200: 105-120

Bradshaw, W. E., and Holzapfel C. M., 2008. Genetic response to rapid climate change: It's seasonal timing that matters. *Molecular ecology* 17.1: 157-166.

Case, M., 2006. Climate change impacts in the Amazon: review of scientific literature (World Wildlife Fund – WWF). *8th Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity. 20-31 March, Curitiba, Brazil.*

Dixon, J.R. & Soini, P., 1975. The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. Part 1. Lizards and Amphisbaenians. *Milwaukee Public Museum. Contributions on Biology and Geology*, 4:1-58.

Dixon, J.R. & Soini, P., 1986. The reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru: vii + 154. *Milwaukee Public Museum.*

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, Mc.C., Townsend Peterson, A., Philips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29:129-151.

Elphick, M. J., & Shine, R., 1998. Long term effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 63: 429–447.

Eva, H. D., Huber, O., Achard, F., Balslev, H., Beck, S., Behling, H., ... & Duivenvoorden, J. F., 2005. A proposal for defining the geographical boundaries of Amazonia. *Office for Official Publications of the European Communities*, pp 1-52.

Fielding, A. H., & Bell, J. F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1): 38-49.

Fitch, H. S. 1968. Temperature and behavior of some equatorial lizards. *Herpetologica* 24: 35-38.

Friedman J, Hastie T, Tibshirani R., 2000. Additive logistic regression: a statistical view of boosting. *The Annals of Statistics* 28, 337–407.

Giannini, T. C., Siqueira, M. F., Acosta, A. L., Barreto, F. C., Saraiva, A. M., Alves-dos-Santos, I., 2012. Current challenges of species distribution predictive modelling. *Rodriguésia*, 63(3):733-749.

Goeldi, E. A., 1902. Lagartos do Brazil. *Boletim do Museu Paraense*, 3:499-560.

Heath, J., 1965. Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *University of California. Press*, 64: 97-136

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climates surfaces for global and land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965-1978.

Hof, C., Araujo, M.B., Jetz, W., Rahbek, C., 2011. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature* 480, 516–519. (doi:10.1038/nature10650)

Hoffmann, A. A, & Sgrò, C. M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470: 479–485.

Huey, R. B., 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. in C. Gans and F. H. Pough, eds. *Biology of the Reptilia. Vol. 12, Pp 25–91. Physiology* ©. Academic Press, London.

Huey, R. B., & Stevenson, R. D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist*, 19, 357–366.

Huey, R. B., Bennett, A. F., John-Alder, H. & Kenneth, A. N., 1984. Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. *Animal Behavior*, 32:41-50.

Huey, R. B., Deutsch, C. A, Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Alvarez Pérez, H. J., & Garland, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 2761664, 1939–1948.

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–457.

IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.). IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.*

Janzen, D. H., 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am. Nat.* 101:233-249.

Kearney, M. & Porter, W. P., 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85.11: 3119-3131.

Kearney, M., Shine, R. & Porter, W. P. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 106(10): 3835-3840.

Kohlsdorf, T. & Navas, C. A., 2006. Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropidurinae Lizards. *Evolutionary Ecology*, 20.6: 549-564.

Kubisch, E. L., Corbalán, V., Ibarzüengoytía, 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*, 94:49-59.

Li, X. & Wang, Y. 2013. Applying various algorithms for species distribution modeling. *Integrative Zoology*, 8:124-135.

Lobo, J.M. & Tognelli, M.F. 2011. Exploring the effects of quantity and location of pseudo-absences and sampling biases on the performance of distribution models with limited point occurrence data. *Journal for Nature Conservation* 19: 1-7

Logan, M. L., Huynh, R. K., Precious, R. A. & Calsbeek, R. 2013. The impact of climate change measured at relevant spatial scales: new hope for tropical lizards. *Global Change Biology*, pp 1- 10, doi: 10.1111/gcb.12253.

Logan, M. L., Cox, R. M. & Calsbeek, R. 2014. Natural selection on thermal performance in a novel thermal environment. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 111(39): 14165-14169.

Logan, M. L. Fernandez, S. G. & Calsbeek, R., 2015. Abiotic constraints on the activity of tropical lizards. *Functional Ecology*, 29: 694-700.

Marengo, J. A. 2006. Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI. *Brasília: MMA, 1:209.*

Mesquita, D. O. & Colli, G. R. 2003. Geographical variation in the ecology of populations of some brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia, 2003(2): 285-298.*

Mesquita, D. O., Colli, G. R., Costa, G. C., Franca, F. G. R., Garda, A. A. and Peres, A. K. 2006a. At the water's edge: ecology of semiaquatic teiids in Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology 40: 221-229.*

Mesquita, D. O., Colli, G. R., Franca, F. G. R. and Vitt, L. J. 2006b. Ecology of a cerrado lizard assemblage in the Jalapao region of Brazil. *Copeia 2006: 460-471.*

Nijssen, B., O'Donnell, G., M., Hamlet, A., F. & Lettenmaier, D. P., 2001. Hydrologic sensitivity of global rivers to climate change. *Climate Change 50(1-2):143-175.*

Nunes, V. S., 1984. Ciclo de atividade e utilização do habitat por *Gonatodes humeralis* (Sauria: Gekkonidae) em Manaus, Amazonas. *Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, 1984.*

Paranjpe, D. A., Bastians, E., Patten, A., Cooper, R. D., & Sinervo, B., 2013. Evidence of maternal effects on temperature preference in side-blotched lizards: Implications for evolutionary response to climate change. *Ecology and Evolution, 37, 1977-1991.*

Pearson, R. G. & Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography, 12:361-371.*

Preston, K.L., Rotenberry, J.T., Redak, R.A., Allen, M.F., 2008. Habitat shifts of endangered species under altered climate conditions: the importance of biotic interactions. *Global Change Biology 14, 1-15*

Richards, F. J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany, 10(39): 290-300*

Salazar, L. F., Nobre, C. A. & Oyama, M. D. 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters, 34: L09708, doi:10.1029/2007GL029695*

Sampaio, G., Nobre, C. A., Costa, M. H., Satyamurty, P., Soares-Filho, B. S. & Cardoso, M., 2007. Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion. *Geophysical Research Letters*, 34: L17709, doi:10.1029/2007GL030612.

Sartorius, S. S., Vitt, L. J. & Colli, G. 1999. Use of naturally and antropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological conservation*, 90:91-101.

Seebacher, F. & Franklin, C. E., 2005. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *J. Comp. Physiol. B.* 175:533-541.

Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara, R., Martínéz-Méndez, N., Calderón-Espinosa, Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepulveda, P., Rocha, C. F., Ibargüengoytía, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D., Bauer, A., Branch, W., Clobert, J & Sites, J. W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science (New York, N.Y.)*.

Stevenson, R. D., Peterson, C. R. & Tsuji. J. S., 1985. The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Physiol. Zool.* 58: 46-57.

Tewksbury, J. J., Huey, R. B., & Deutsch, C. A., 2008. Ecology. Putting the heat on tropical animals. *Science (New York, N.Y.)*, 320(5881), 1296–1297.

Thuille, W., Georges, D., Engler, R., Breiner, F., Georges, M. D., & Thuille, C. W., 2016. Package ‘biomod2’. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=biomod2> (accessed December 2016).

Vitt, L. J., 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology*, 25: 79-90.

Vitt, L. J. & Avila-Pires, T. C. S. 1998. Ecology of two sympatric species of Neusticurus (Sauria: Gymnophthalmidae) in the western Amazon of Brazil. *Copeia* 1998: 570-582.

Vitt, L. J. & Carvalho, C. M. 1995. Niche Partitioning in a Tropical Wet Season: Lizards in the Lavrado Area of Northern Brazil. *Copeia* (2):305-329.

Vitt, L. J. & Zani, P. A. 1996a. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1313-1335.

Vitt, L. J. & Zani, P. A., 1996b. Elusive tropical lizard *Tropidurus* (=Uracentron) *flaviceps* in lowland rain forest of Ecuador. *Herpetologica*, 52(1):121-132.

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C., Caldwell, J. P. & Oliveira, V. R. L., 1998. The Impact of Individual Tree Harvesting on Thermal Environments of Lizards in Amazonian Rain Forest. *Conservation Biology*, 12:654-664.

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C., Zani, P. A. and Esposito, M. C. 2002. Life in shade: the ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar Anoles. *Copeia* 2002(2): 275-286

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Esposito, M. C., Sartorius, S. S. and Zani, P. A. 2003a. Sharing Amazonian Rain-Forest Trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology*, 37: 276-285.

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. A., Sartorius, S. S. and Esposito, M. C. 2003b. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Canadian Journal of Zoology* 81: 142-156.

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. A., Esposito, M. C. & Sartorius, S. S. 2003c. Life at the interface: ecology of *Prionodactylus oshaughnessyi* in the western Amazon and comparisons with *P. argulus* and *P. eigenmanni*. *Canadian Journal of Zoology* 81:302-312.

Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Esposito, M. C., Sartorius, S. S. & Zani, P. 2007. Ecology of *Alopoglossus angulatus* and *A. atriventris* (Squamata: Gymnophthalmidae) in western Amazonia. *Phyllomedusa* 6(1): 11-21.

Vitt, L. J., Sartorius, S. S., Avila-Pires, T. C. S. & Esposito, M. C., 2001a. Life at the river's edge: ecology of *Kentropyx altamazonica* in Brazilian Amazonia. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1855-1865.

Vitt, L. J., Sartorius, S. S., Avila-Pires, T. C. S. & Esposito, M. C., 2001b. Life on the Leaf Litter: The ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon *Copeia*, 2001(2) 401-412

Vitt, L. J., Sartorius, S. S., Avila-Pires, T. C., Zani, P. A., Esposito, M. C. 2005. Small in a Big World: Ecology of Leaf-Litter Geckos in New World Tropical Forests. *Herpetological Monographs*, 19: 137-152.

Vitt, L. J., Shepard, D. B., Vieira, G. H. C. Caldwell, J. P., Colli, G. R. and Mesquita, D. O., 2008. Ecology of *Anolis nitens brasiliensis* in Cerrado Woodlands of Cantao. *Copeia* 2008: 144-153.

Vitt, L. J., Souza, R. A., Sartorius, S. S. Avila-Pires, T. C. & Espósito, M. C. 2000. Comparative ecology of sympatric Gonatodes (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. *Copeia* 2000(1):83-95

Vitt, L. J., Zani, P. A. & Avila-Pires, T. C. S., 1997. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (=Plica) *umbra* in the Amazon region. *Canadian Journal of Zoology*, 75:1876-1882.

Legend of figures.

Fig. 1. Species with predicted increase of occurrence area by 2050 and 2070, considering the current occurrence area.

Fig. 2. Contour plots of predicted geographic expansion by 2050 and 2070, considering the current occurrence area. A) *Cnemidophorus lemniscatus* B) *Norops auratus* and C) *Tropidurus hispidus*. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale.

Fig. 3. Species with predicted area lost by 2050 and 2070, considering the current occurrence area.

Fig. 4. Contour plots of reductions of occurrence area for some species that present high T_b and low H_r . A) *Crocodylus amazonicus* and B) *Uracentron flaviceps*, both heliotherms; C) *Gonatodes hasemani*, thermoconformer. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale.

Fig. 5. Contour plots of A) *Leposoma osvaldoi* and B) *Plica umbra*. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale.

Fig. 6. Contour plots of A) *Leposoma percarinatum* and B) *Alopoglossus angulatus*. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale.

Fig. 1.

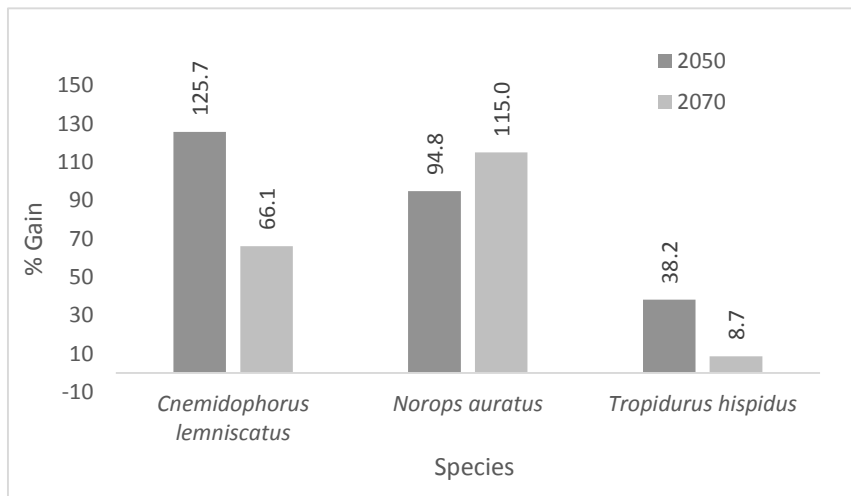


Fig. 2.

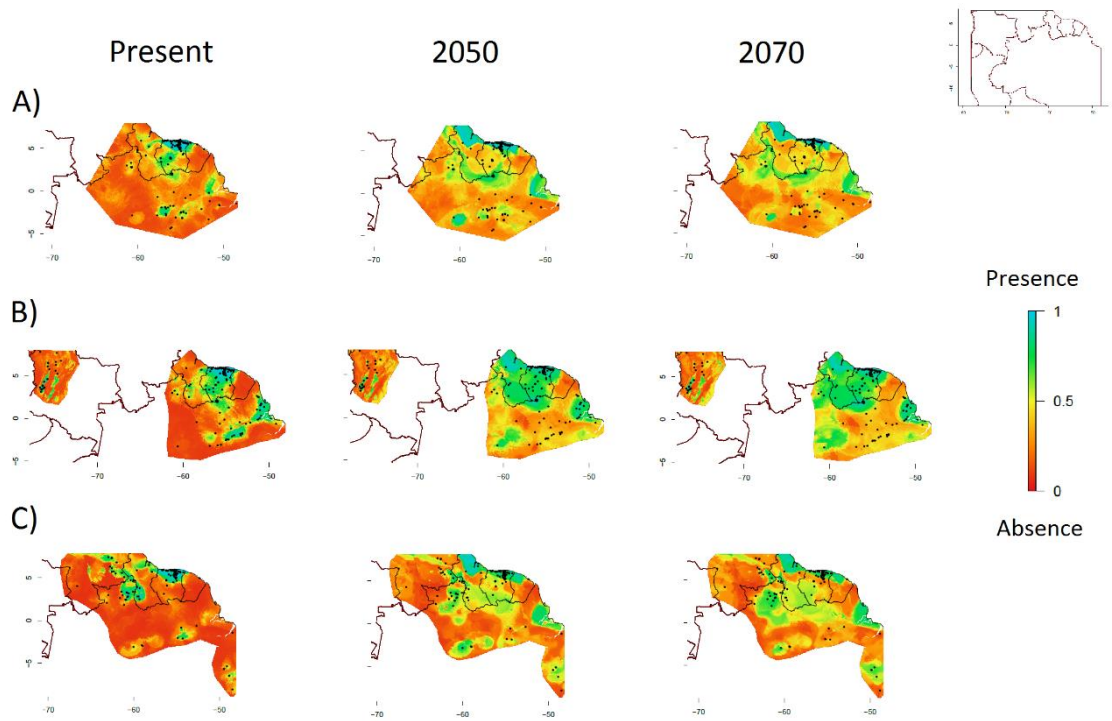


Fig. 3.

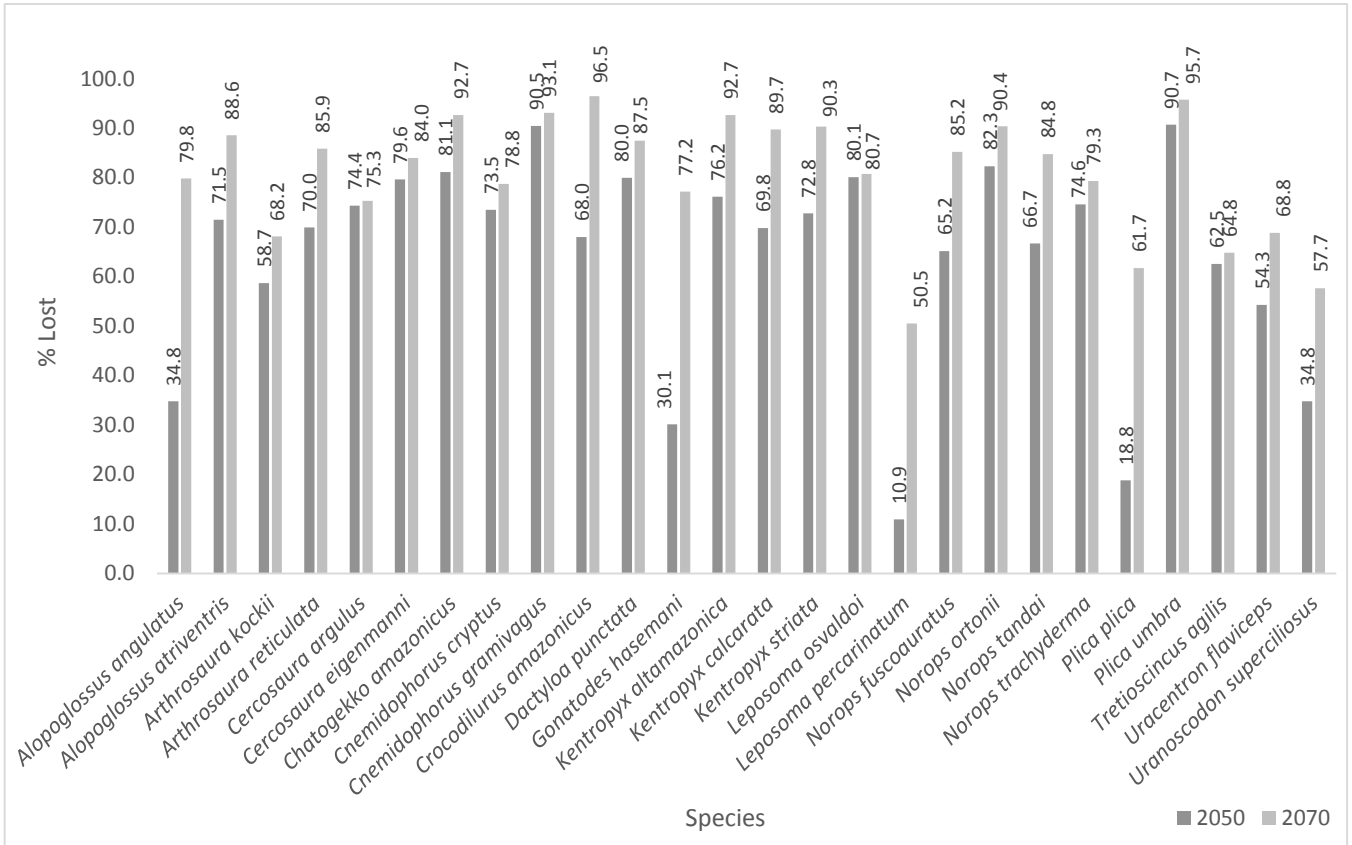


Fig. 4.

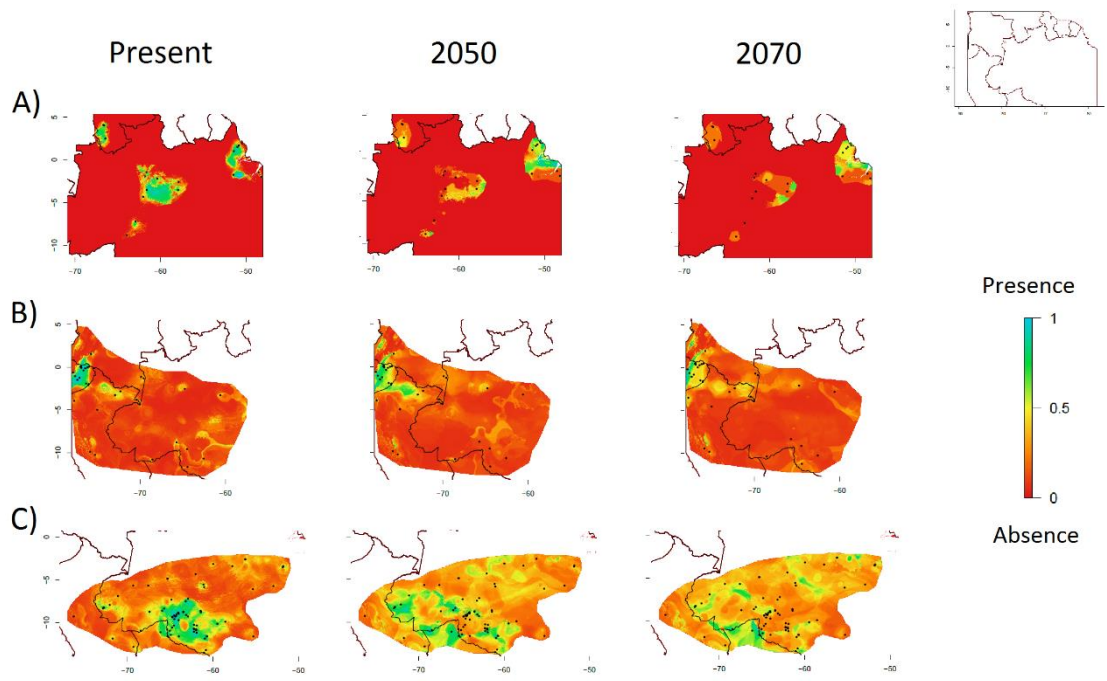


Fig. 5.

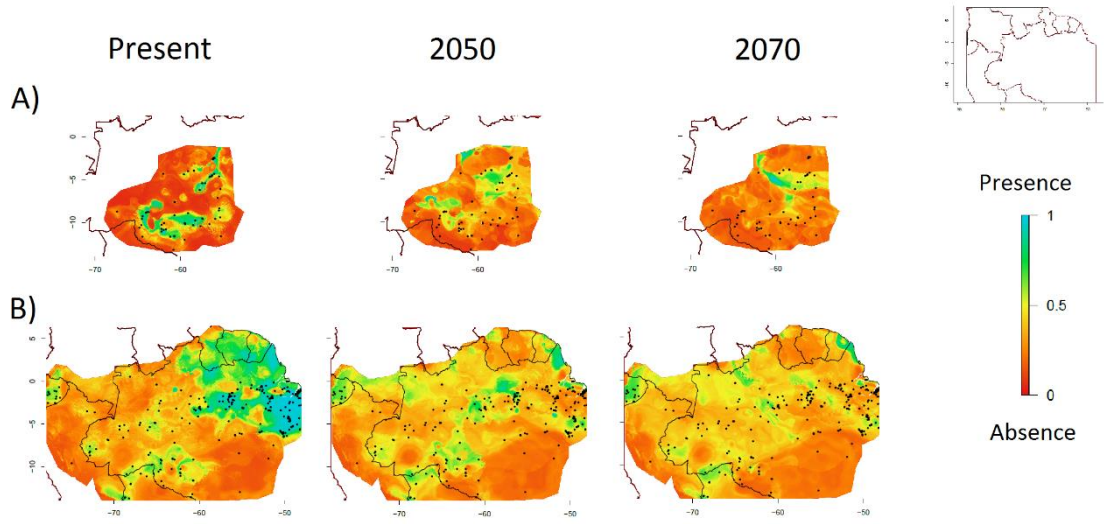


Fig. 6.

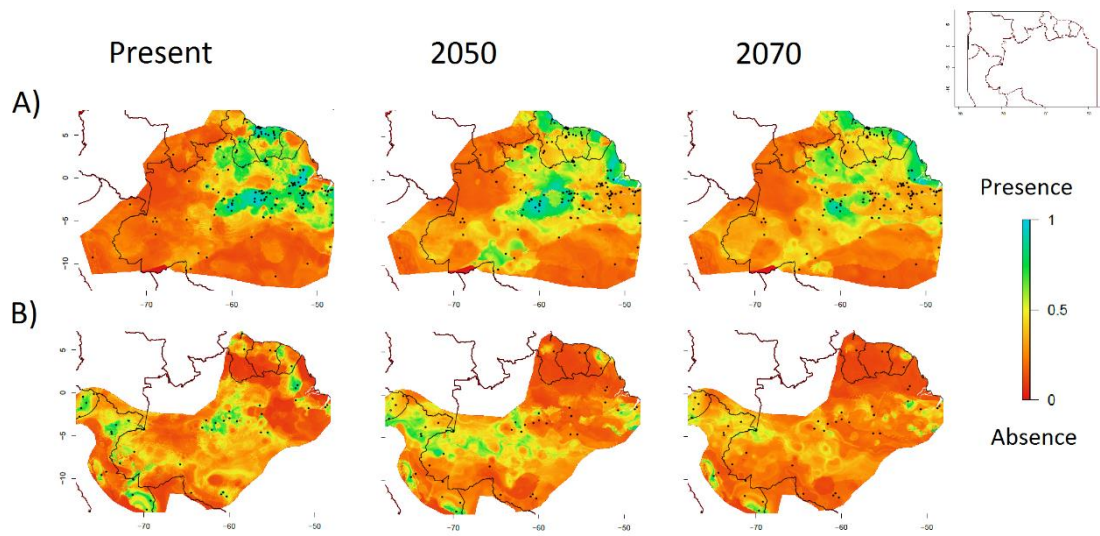


Table 1. Mean values of body temperature (Tb) , maximum voluntary temperature (Vtmax), critical thermal minimum (Ctmin), hours of restriction (Hr) and snout-vent length (SVL) of Amazonian lizards for each species and for heliotherms and thermoconformers; Selected Algorithm (SA); Area Under the Curve (AUC) from the Relative Operating Characteristic (ROC); and source of data. Numbers in parenthesis indicate the number of individuals tested. Species in bold are heliotherms.

Species	T _b (N)	V _{tmax} (N)	C _{tmin} (N)	H _r	SVL (mm)	SA	AUC	Source
SPHAERODACTYLIDAE								
<i>Chatogecko amazonicus</i>	-	25.0 (119)	9.4 (37)	9.7	20.4	GBM	0.82	Vitt <i>et al.</i> 2005, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Gonatodes hasemani</i>	30.6 (22)	-	10	0.9	40	GBM	0.93	Vitt <i>et al.</i> 2000
DACTYLOIDAE								
<i>Dactyloa punctata</i>	29.2 (32)	-	8.0 (2)	0.9	77.9	GBM	0.88	Vitt <i>et al.</i> 2003a, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Norops auratus</i>	33.9 (36)	-	10	0.6	43.9	GBM	0.94	Vitt & Carvalho 1995
<i>Norops fuscoauratus</i>	-	27.7 (154)	8.4 (61)	2.3	43.6	GBM	0.87	Vitt <i>et al.</i> 2003b, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Norops ortonii</i>	-	28.7 (15)	9.7 (4)	1.6	44	GBM	0.89	Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Norops tandai</i>	27.7 (33)	-	10	6.6	70	GBM	0.93	Vitt <i>et al.</i> 2001b
<i>Norops trachyderma</i>	27.8 (31)	-	10	2.3	53.1	GBM	0.88	Vitt <i>et al.</i> 2002
TROPIDURIDAE								
<i>Plica plica</i>	-	27.7 (23)	9.3 (17)	2.3	109.2	GBM	0.88	Vitt 1991, Kohlsdorf 2006, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Plica umbra</i>	-	28.0 (22)	11.2 (16)	2.2	85	GBM	0.86	Vitt & Zani 1996a, Vitt & Zani 1996b, Vitt <i>et al.</i> 1997, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Tropidurus hispidus</i>	34.2 (130)	-	13.2 (2)	0.3	96.8	GBM	0.94	Mesquita <i>et al.</i> 2006b, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Uracentron flaviceps</i>	31.2 (22)	-	10	0.7	107.3	GBM	0.96	Vitt & Zani 1996a
<i>Uranoscodon superciliosus</i>	-	29.5 (7)	11.3 (5)	1.2	108.9	GBM	0.93	Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
ALOPOGLOSSIDAE								
<i>Alopoglossus angulatus</i>	27.3 (10)	-	9.0 (2)	7.2	49	GBM	0.74	Vitt <i>et al.</i> 2007, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Alopoglossus atriventris</i>	28.2 (12)	-	10	5.2	53	GBM	0.85	Ávila-Pires 1995, Dixon & Soini 1975, 1986
GYMNOPHTHALMIDAE								
<i>Arthrosaura kockii</i>	-	27.3 (44)	10.1 (29)	2.7	30.3	GBM	0.9	Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Arthrosaura reticulata</i>	-	25.0 (45)	8.6 (19)	9.5	50.7	GBM	0.84	Ávila-Pires 1995, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Cercosaura argulus</i>	29.0 (13)	-	10	2.1	34.6	GBM	0.86	Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1) , Fitch 1968
<i>Cercosaura eigenmanni</i>	29.7 (20)	-	10	3.4	45.5	GBM	0.73	Ávila-Pires 1995, Vitt <i>et al.</i> 2003c, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Leposoma osvaldoi</i>	-	27.2 (11)	9.9 (9)	2.8	29.6	GBM	0.91	Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Leposoma percarinatum</i>	-	25.8 (36)	9.3 (20)	6.3	32.3	GBM	0.87	Ávila-Pires 1995, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Tretioscincus agilis</i>	-	28.9 (16)	11.1 (11)	1.5	52.2	GBM	0.88	Ávila-Pires 1995, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
TEIIDAE								
<i>Cnemidophorus cryptus</i>	-	28.3 (42)	8.4 (21)	1.9	65.4	ANN	0.88	Mesquita & Colli 2003, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Cnemidophorus gramivagus</i>	37.6 (42)	-	10	0.1	56	GLM	0.8	Mesquita & Colli 2003
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	37.6 (96)	-	10	0	64.2	GBM	0.92	Vitt & Carvalho 1995
<i>Crocodilurus amazonicus</i>	31.2 (30)	-	10	0.7	220	GLM	0.79	Mesquita <i>et al.</i> 2006a

<i>Kentropyx altamazonica</i>	36.0 (66)	-	10	0.3	85	ANN	0.81	Vitt <i>et al.</i> 2001a
<i>Kentropyx calcarata</i>	-	34.6 (48)	12.3 (27)	0.3	100.8	GBM	0.91	Vitt 1991, Diele-Viegas <i>et al.</i> (chapter 1)
<i>Kentropyx striata</i>	35.7 (111)	-	10	0.1	91.7	GBM	0.9	Vitt & De Carvalho 1995

Table 2. Total Occurrence Area (TOA) and percentage of expansion (+) or loss (-) of area by 2050 and 2070 for each species. Species in bold are heliotherms.

Species	TOA (km ²)	2050 (%)	2070 (%)
<i>Alopoglossus angulatus</i>	35,352.8	-34.8	-79.8
<i>Alopoglossus atriventris</i>	133,410.8	-71.5	-88.6
<i>Arthrosaura kockii</i>	75,916.6	-58.7	-68.2
<i>Arthrosaura reticulata</i>	256,507.7	-70	-85.9
<i>Cercosaura argulus</i>	118,534.5	-74.4	-75.3
<i>Cercosaura eigenmanni</i>	6,897.6	-79.6	-84
<i>Chatogekko amazonicus</i>	287,427.9	-81.1	-92.7
<i>Cnemidophorus cryptus</i>	192,288.9	-73.5	-78.8
<i>Cnemidophorus gramivagus</i>	143,249.1	-90.5	-93.1
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	71,548.9	125.7	66.1
<i>Crocodylurus amazonicus</i>	91,830.8	-68	-96.5
<i>Dactyloa punctata</i>	440,882.8	-80	-87.5
<i>Gonatodes hasemani</i>	110,382.9	-30.1	-77.2
<i>Kentropyx altamazonica</i>	199,467.6	-76.2	-92.7
<i>Kentropyx calcarata</i>	773,372.0	-69.8	-89.7
<i>Kentropyx striata</i>	146,060.0	-72.8	-90.3
<i>Leposoma osvaldoi</i>	101,539.3	-80.1	-80.7
<i>Leposoma percarinatum</i>	335,646.1	-10.9	-50.5
<i>Norops auratus</i>	161,974.1	94.8	115.0
<i>Norops fuscoauratus</i>	731,229.7	-65.2	-85.2
<i>Norops ortonii</i>	289,871.2	-82.3	-90.4
<i>Norops tandai</i>	109,345.0	-66.7	-84.8
<i>Norops trachyderma</i>	33,904.1	-74.6	-79.3
<i>Plica plica</i>	279,449.2	-18.8	-61.7
<i>Plica umbra</i>	700,979.8	-90.7	-95.7
<i>Tretioscincus agilis</i>	112,091.0	-62.5	-64.8
<i>Tropidurus hispidus</i>	107,226.0	38.2	8.7
<i>Uracentron flaviceps</i>	44,909.9	-54.3	-68.8
<i>Uranoscodon superciliosus</i>	463,975.6	-34.8	-57.7

Supplementary Material

Fig. S1. Contour plots of levels of reduction of occurrence area for 26 Amazonian species due to the global warming. Favorable regions are toward the blue color, unfavorable regions toward the red color in the scale.

Fig. S1.

