

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**EFEITOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE A DEMOGRAFIA
DO LAGARTO *Ameiva ameiva* (SQUAMATA, TEIIDAE)**

Bruno Araújo de Souza

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Nova Xavantina-MT
Março, 2020

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**EFEITOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE A
DEMOGRAFIA DO LAGARTO *Ameiva ameiva* (SQUAMATA,
TEIIDAE)**

Bruno Araújo de Souza

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Nova Xavantina-MT
Março, 2020

CAPÍTULO 1 - MEDIDAS DE VARIABILIDADE CLIMÁTICA SÃO MAIS IMPORTANTES QUE AS DE TENDÊNCIA CENTRAL PARA A DEMOGRAFIA DE UM LAGARTO NEOTROPICAL.....	3
1. INTRODUÇÃO	5
2. MATERIAL E MÉTODOS	7
2.1. <i>Área de Estudo</i>	7
2.2. <i>Coleta de Dados</i>	8
2.2.1 <i>Variáveis ambientais</i>	8
2.3. <i>Análise de Dados</i>	10
2.3.1 <i>Variação espaço-temporal no microclima</i>	10
2.3.2 <i>Importância da variável ambiental</i>	10
3. RESULTADOS.....	12
3.1 <i>Padrões de Capturas</i>	12
3.2 <i>Importância das Variáveis Ambientais</i>	15
4. DISCUSSÃO.....	18
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20

CAPÍTULO 2 - EFEITOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE A DEMOGRAFIA DO LAGARTO AMEIVA AMEIVA (SQUAMATA, TEIIDAE)	28
1. INTRODUÇÃO	30
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	32
2.1. <i>Área de Estudo</i>	32
2.2 <i>Monitoramento da População</i>	33
2.3 <i>Variáveis Ecofisiológicas</i>	33
2.3.1 <i>Desempenho térmico</i>	33
2.4 <i>Dados Microclimáticos</i>	34
2.5 <i>Horas de Atividade</i>	35
2.5.1 <i>Método da temperatura operativa</i>	35
2.5.2 <i>Método do sinusóide</i>	35
2.6. <i>Análises Estatísticas</i>	36
2.6.1 <i>Modelo demográfico de Pradel</i>	36
2.6.2 <i>Modelo de sobrevivência e crescimento corporal</i>	36
2.6.3 <i>Modelos de projeção integral</i>	38
3. RESULTADOS.....	40

3.1 Modelo demográfico (Pradel).....	40
3.2 Expectativa de vida e sobrevivência específica por tamanho.....	43
3.3 Análise de viabilidade populacional.....	44
4. DISCUSSÃO.....	46
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48

Luiz Kenji Umeno Alencar CRB 1/2037

- | | |
|-------|--|
| S719e | <p>SOUZA, Bruno Araújo.
 Efeitos de Mudanças Climáticas Sobre a Demografia do Lagarto Ameiva Ameiva (Squamata, Teiidae) / Bruno Araújo Souza – Nova Xavantina, 2021.
 62 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim)</p> <p>Trabalho de Conclusão de Curso
 (Dissertação/Mestrado) - Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Mestrado Acadêmico) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2021.
 Orientador: Guarino Rinaldi Colli</p> <p>1. Cerrado. 2. Conservação. 3. Demografia. 4. Lagarto. I. Bruno Araújo Souza. II. Efeitos de Mudanças Climáticas Sobre a Demografia do Lagarto Ameiva Ameiva (Squamata, Teiidae): .
 CDU 502/504:598.11</p> |
|-------|--|

INTRODUÇÃO GERAL

As mudanças ambientais do Antropoceno decorrentes da intensificação das atividades humanas, como alterações do clima e uso da terra, afetam diretamente a distribuição e persistência das populações naturais (Stenseth et al., 2018). Consequentemente, alterações nos processos ecológicos e na biodiversidade tem se tornado cada vez mais frequentes (Pech et al., 2017). Uma pesquisa global estimou uma perda de 57% espécies de plantas e 34% dos animais caso não haja uma intervenção para minimizar seus impactos gerados (Warren et al., 2013). Sendo assim, entender como as mudanças ambientais deste século influenciam a dinâmica das espécies é fundamental para prever e mitigar os seus impactos (Cavallo et al., 2015).

Os modelos climáticos recentes preveem aumento da temperatura e mudanças nos padrões de precipitação no Cerrado (Stocker et al., 2013). Essas mudanças atuam por meio de parâmetros locais (Stenseth et al., 2018), que podem alterar o período de desenvolvimento, a atividade de forrageio, o tamanho populacional e a reprodução das espécies. Por exemplo, a antecipação de processos fenológicos decorrente das mudanças clima influenciam a reprodução e o período de desenvolvimento dos organismos (Struelens et al., 2018). Alterações nos padrões fenológicos podem diminuir a quantidade de alimento, quando picos de populações de presas antecedem os de predadores (Visser et al., 2006), afetando a estrutura das comunidades (Forrest and Miller-Rushing, 2010).

Os animais ectotérmicos são sensíveis a alterações na temperatura ambiental, pois dependem de uma fonte externa de calor para sua homeostase (Angilletta Jr et al., 2002; Deutsch et al., 2008). Assim, variações na temperatura do ambiente podem ampliar ou reduzir o período de atividade dos indivíduos, influenciando diretamente a história de vida das espécies (Diele-Viegas et al., 2019). Os lagartos desempenham suas atividades dentro de limites de tolerância térmica, conhecidos como temperatura crítica máxima (TC_{max}) e temperatura crítica mínima (TC_{min}) (Sinervo, 2010). Quando a temperatura do ambiente ultrapassa esses limites térmicos, os animais se abrigam em refúgios térmicos como tocas e áreas sombreadas (Sinervo et al., 2018). Porém, as características da história de vida de um organismo são dinâmicas e podem se ajustar às variações que ocorrem na natureza (Angilletta Jr et al., 2009). Portanto, a resposta dos organismos a mudanças ambientais é essencial para determinar sua sobrevivência. Inúmeros estudos mostram que essa capacidade é menor em espécies de lagartos neotropicais, por estarem expostas a altas temperaturas e viverem próximo de seus limites térmicos fisiológicos (Huey et al.,

2012). Essas espécies são consideradas altamente sensíveis às mudanças climáticas, que podem influenciar sua aptidão, desempenho e demografia (Huey et al., 2009; Diele-Viegas et al., 2018). Esses efeitos estão sendo agravados pelo aumento da temperatura global, provocando a extinção de populações locais (Somero, 2011).

Lagartos, assim como outros animais ectotérmicos, são dependentes de fontes externas de calor para sua homeostase (Adolph and Porter, 1996). Seu pequeno tamanho corporal, ciclo de vida curto e áreas de vida pequenas os tornam excelentes modelos para investigar a dinâmica de populações (Vitt et al., 2007; Sears et al., 2016). O lagarto *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758) é amplamente distribuído, ocorrendo na América do Sul, Panamá, Galápagos e em ilhas do Caribe (Vanzolini et al., 1980; Schwartz and Henderson, 1991), onde utiliza ambientes contrastantes como áreas abertas, fechadas e antropizadas (Vitt and Colli, 1994). Além disso, *A. ameiva* possui tamanho médio, altas temperaturas corporais, é um típico forrageador ativo e apresenta dieta bastante variada (Silva et al., 2003). No Cerrado, *A. ameiva* possui um ciclo reprodutivo bem definido, com reprodução durante os meses chuvosos, enquanto na Amazônia e na Caatinga a espécie se reproduz durante todo o ano (Magnusson, 1987; Vitt, 1992).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADOLPH, S. C., AND W. P. PORTER. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: Age and size at maturity. *Oikos*. 77:267-278.
- ANGILLETTA JR, M. J., R. B. HUEY, AND M. R. FRAZIER. 2009. Thermodynamic effects on organismal performance: Is hotter better? *Physiological and Biochemical Zoology*. 83:197-206.
- ANGILLETTA JR, M. J., P. H. NIEWIAROWSKI, AND C. A. NAVAS. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal Biology*. 27:249-268.
- CAVALLO, C., T. DEMPSTER, M. R. KEARNEY, E. KELLY, D. BOOTH, K. M. HADDEN, AND T. S. JESSOP. 2015. Predicting climate warming effects on green turtle hatchling viability and dispersal performance. *Functional Ecology*. 29:768-778.
- DEUTSCH, C. A., J. J. TEWKSBURY, R. B. HUEY, K. S. SHELDON, C. K. GHALAMBOR, D. C. HAAK, AND P. R. MARTIN. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105:6668-6672.
- DIELE-VIEGAS, L. M., L. J. VITT, B. SINERVO, G. R. COLLI, F. P. WERNECK, D. B. MILES, W. E. MAGNUSSON, J. C. SANTOS, C. M. SETTE, G. H. O. CAETANO, E. PONTES, AND T. C. S. AVILA-PIRES. 2018. Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PLoS ONE*. 13:1-23.
- DIELE-VIEGAS, L. M., F. P. WERNECK, AND C. F. D. ROCHA. 2019. Climate change effects on population dynamics of three species of Amazonian lizards. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 236:110530.

- FORREST, J., AND A. J. MILLER-RUSHING. 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*. 365:3101-3112.
- HUEY, R. B., C. A. DEUTSCH, J. J. TEWKSBURY, L. J. VITT, P. E. HERTZ, H. J. ÁLVAREZ PÉREZ, AND T. GARLAND JR. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 276:1939-1948.
- HUEY, R. B., M. R. KEARNEY, A. KROCKENBERGER, J. A. M. HOLTUM, M. JESS, AND S. E. WILLIAMS. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*. 367:1665-1679.
- MAGNUSSON, W. E. 1987. Reproductive cycles of Teiid lizards in Amazonian Savanna. *Journal of Herpetology*. 21:307-316.
- PECL, G. T., M. B. ARAÚJO, J. D. BELL, J. BLANCHARD, T. C. BONEBRAKE, I.-C. CHEN, T. D. CLARK, R. K. COLWELL, F. DANIELSEN, AND B. EVENGÅRD. 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*. 355:1-9.
- SCHWARTZ, A., AND R. W. HENDERSON. 1991. *Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions, and natural history*. University Press of Florida.
- SEARS, M. W., M. J. ANGILLETTA, M. S. SCHULER, J. BORCHERT, K. F. DILLIPLANE, M. STEGMAN, T. W. RUSCH, AND W. A. MITCHELL. 2016. Configuration of the thermal landscape determines thermoregulatory performance of ectotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113:10595-10600.

- SILVA, T. F., B. F. E. ANDRADE, R. TEIXEIRA, AND M. GIOVANELLI. 2003. Ecologia de *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) na Restinga de Guriri, São Mateus, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*. 15:5-15.
- SINERVO, B. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches *Science*. 328:1354-1354.
- SINERVO, B., D. B. MILES, Y. WU, F. R. MENDEZ-DE LA CRUZ, S. KIRCHHOF, AND Y. QI. 2018. Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the QinghaiTibetan Plateau. *Integrative Zoology*. 13:450-470.
- SOMERO, G. N. 2011. Comparative physiology: a “crystal ball” for predicting consequences of global change. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 301:R1-R14.
- STENSETH, N. C., A. MYSTERUD, G. OTTERSEN, J. W. HURRELL, K. S. CHAN, AND M. LIMA. 2018. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*. 297.
- STOCKER, T. F., D. QIN, G.-K. PLATTNER, M. TIGNOR, S. K. ALLEN, J. BOSCHUNG, A. NAUELS, Y. XIA, V. BEX, AND P. MIDGLEY. 2013. *Climate change 2013: The physical science basis*. Cambridge University Press Cambridge.
- STRUELENS, Q., F. REBAUDO, R. QUISPE, AND O. DANGLES. 2018. Thermal pace-of-life strategies improve phenological predictions in ectotherms. *Scientific Reports*. 8.
- VANZOLINI, P. E., A. M. M. RAMOS-COSTA, AND L. J. VITT. 1980. *Répteis das caatingas*. Academia Brasileira de Ciências.
- VISSER, M. E., L. J. M. HOLLEMAN, AND P. GIENAPP. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*. 147:164-172.

- VITT, L. J. 1992. Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation, p. 135-149. *In*: Reproductive biology of South American vertebrates. Springer.
- VITT, L. J., AND G. R. COLLI. 1994. Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. Canadian Journal of Zoology. 72:1986-2008.
- VITT, L. J., G. R. COLLI, J. P. CALDWELL, D. O. MESQUITA, A. A. GARDA, AND F. G. R. FRANÇA. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. Journal of Herpetology. 41:654-663.
- WARREN, R., J. VANDERWAL, J. PRICE, J. A. WELBERGEN, I. ATKINSON, J. RAMIREZ-VILLEGAS, T. J. OSBORN, A. JARVIS, L. P. SHOO, AND S. E. WILLIAMS. 2013. Quantifying the benefit of early climate change mitigation in avoiding biodiversity loss. Nature Climate Change. 3:678-682.

CAPÍTULO 1- MEDIDAS DE VARIABILIDADE CLIMÁTICA SÃO MAIS IMPORTANTES QUE AS DE TENDÊNCIA CENTRAL PARA A DEMOGRAFIA DE UM LAGARTO NEOTROPICAL

A ser submetido para publicação no periódico: *South American Journal of Herpetology*

RESUMO

Os efeitos das mudanças climáticas combinados com a redução dos habitats naturais tornaram-se a principal ameaça à biodiversidade, aumentando as taxas de extinção e reduzindo a abundância de espécies. Essas mudanças globais podem afetar a demografia e, consequentemente, a distribuição geográfica das espécies ao longo do tempo. Nós investigamos a influência de (1) variação macroclimática vs. variação microclimática e (2) medidas de variação vs. medidas de tendência central de parâmetros ambientais sobre a dinâmica populacional de *Ameiva ameiva*. Monitoramos lagartos por dois anos (agosto de 2015 a agosto de 2017) com 25 armadilhas de queda ao longo de um gradiente de vegetação do cerrado *sensu stricto* (dossel aberto e mais quente) ao cerradão (dossel fechado e úmido) em Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. Usamos coletores automáticos de dados em todas as armadilhas para obter parâmetros microclimáticos. Nós utilizamos o número de capturas mensais como indicador do tamanho populacional e o comprimento rostro-cloacal médio como indicador da estrutura etária da população. Para o número de capturas, os efeitos da armadilha e do mês foram altamente significativos e as armadilhas foram responsáveis pela maior parte da variância devida a efeitos aleatórios. Os efeitos dos preditores ambientais também foram significativos e os preditores do macroclima explicaram aproximadamente quatro vezes a variância no número de capturas devida a efeitos fixos em relação aos preditores do microclima. Os preditores de dispersão explicaram cerca de sete vezes mais da variância nas capturas do que os preditores de tendência central. Quanto à estrutura etária, os efeitos do mês foram significativos, sendo responsáveis por quase toda a variância devida a efeitos aleatórios. Os efeitos dos preditores ambientais também foram significativos, sendo responsáveis por 33% da variância média na estrutura etária. Os preditores de macroclima e dispersão explicaram toda a variação no número de capturas devida a efeitos fixos. Este resultado pode estar relacionado às características morfológicas e fisiológicas da espécie, que a permitem ocupar uma ampla variedade de habitats.

Palavras-chave: Cerrado, Conservação, Demografia, Lagarto.

ABSTRACT

The effects of climate change combined with the reduction of natural habitats have become the main threat to biodiversity, increasing extinction rates and reducing species abundance. These environmental changes can, in turn, affect the distribution, demography, and behavior of populations over time. We investigated the influence of (1) macroclimatic vs. microclimatic variation and (2) measures of environmental variation vs. central tendency upon the population dynamics of *A. ameiva*. We monitored lizards for two years (August 2015 to August 2017) with 25 pitfall-traps along a vegetation gradient from cerrado *sensu stricto* (open canopy and warmer) to cerradão (closed canopy and moister) in Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil. We use automatic data loggers in all traps to obtain microclimatic parameters. For the number of captures, the effects of trap and month were highly significant, and traps accounted for most of the variance due to the random effects. The effects of environmental predictors were also significant, and macroclimate predictors explained approximately four times the variance in the number of captures due to fixed effects relative to microclimate predictors. Dispersion predictors explained about seven-time more of the variance in captures than the central tendency predictors. The mean SVL and the month's effects were significant, accounting for almost all variance due to random effects. The effects of environmental predictors were also significant, accounting for 33% of the mean SVL variance. Macroclimate and dispersion predictors explained all of the variance in the number of captures due to fixed effects. This outcome may be related to the species' morphological and physiological characteristics, which allow for a wide variety of habitats and enhanced thermoregulation and foraging opportunities.

Keywords: Cerrado, Conservation, Demography, Lizard.

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas decorrentes da intensificação das atividades humanas no Antropoceno podem causar fortes impactos nos processos ecológicos e na biodiversidade (Pech et al., 2017). Por exemplo, uma análise global das mudanças climáticas estima que, sem mitigação, 57% das plantas e 34% dos animais podem ser impactados perdendo 50% de sua área de adequabilidade até 2080 (Warren et al., 2013). A maioria dos estudos que tentam prever os efeitos das mudanças climáticas sobre a biodiversidade são baseados em parâmetros climáticos regionais obtidos por meio de satélites convencionais ou estações meteorológicas (Hijmans et al., 2005). No entanto, estudos emergentes indicam que a grande maioria dos organismos, como musgos, plântulas, artrópodes, pequenos vertebrados e microrganismos do solo experimentam o clima em escalas espaciais muito menores e que esses microclimas podem diferir muito das condições climáticas regionais prevalentes (Pincebourde et al., 2016; Pincebourde e Suppo, 2016; Lembrechts e Nijs, 2020).

Microhabitats representam um conjunto de elementos bióticos e abióticos observados em pequenas escalas (Montejo-Kovacevich et al., 2020). Variações na complexidade estrutural do ambiente podem afetar significativamente as características do microhabitat, modulando as condições ambientais em escalas maiores e fornecendo paraísos climáticos sob condições adversas (Sears et al., 2011; Pincebourde et al., 2016). Assim, variações nos microclimas podem acompanhar ou ser independentes das observadas no macroclima, com impacto significativo na fisiologia dos organismos ectotérmicos, afetando a dinâmica de suas populações e comunidades, bem como sua distribuição geográfica (Sears e Angilletta Jr, 2015; Woods et al., 2015). Compreender essa relação entre macroclima e microclima, modulada pelas características estruturais do habitat, é essencial para estimar a vulnerabilidade das espécies às mudanças climáticas (Sinervo et al., 2010; Domingo, 2014}. Por exemplo, o fogo está intimamente ligado à estrutura do habitat, que afeta microclimas e comunidades de lagartos que vivem perto do solo (Costa et al., 2020). Metade das espécies de lagartos foram favorecidas em áreas protegidas contra o fogo e a outra metade em áreas queimadas, explicadas pelas variáveis estruturais. Além disso, a condição corporal e a taxa de sobrevivência dos lagartos não foram afetadas pelos regimes de fogo, sugerindo a importância dos locais disponíveis para termorregulação favorecidos pelo habitat.

Além disso, estudos relacionando parâmetros ambientais à dinâmica de populações e comunidades, ou mesmo à distribuição geográfica das espécies, tradicionalmente enfatizam medidas de tendência central (por exemplo, média ou mediana). Prever os impactos das mudanças ambientais nos organismos usando apenas medidas de tendência central pode impactar negativamente as inferências nas interações organismo-ambiente (Dillon e Woods, 2016). Portanto, o uso de medidas de dispersão (por exemplo, desvio padrão) pode contribuir para o realismo biológico da análise, pois tenta capturar a heterogeneidade espacial e temporal do ambiente (Sears et al., 2011). Por exemplo, em habitats naturais e antropogênicos da Amazônia, *A. ameiva* prefere habitats perturbados com temperaturas mais altas, explorando até mesmo os extremos em seu ambiente, o que favorece a atividade de forrageamento (Sartorius et al., 1999).

Como outros animais ectotérmicos, os lagartos são altamente dependentes de fontes externas de calor para sua homeostase (Adolph e Porter, 1996). Seu pequeno tamanho corporal, ciclo de vida curto e áreas de vida pequenas tornam os lagartos modelos excelentes para compreender as variações do microclima (Vitt et al., 2007; Sears et al., 2016). *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758) é um lagarto heliotérmico com ampla distribuição geográfica na América do Sul e amplamente distribuído no Brasil, explorando ecossistemas contrastantes, como floresta (preservada e alterada) e vegetação aberta (Vitt e Colli, 1994). Além disso, *A. ameiva* é um típico forrageador ativo com uma dieta diversa, mas prefere pequenos invertebrados como cupins, baratas e larvas de coleópteros (Silva et al., 2003). A reprodução ocorre principalmente na estação chuvosa, e o ciclo reprodutivo é influenciado pela previsibilidade climática (Colli, 1991). Neste trabalho, avaliamos a influência relativa de (1) variação macroclimática vs. microclimática e (2) medidas de variação ambiental vs. tendência central sobre a dinâmica populacional de *A. ameiva*. Dada a ampla distribuição geográfica da espécie e seus hábitos generalistas, espera-se que a influência dos parâmetros macroclima e de tendência central seja mais significativo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Conduzimos o estudo no Parque do Bacaba, Nova Xavantina, estado de Mato Grosso, Brasil (Figura. 1). O parque está localizado na porção oeste do Cerrado, próximo ao seu contato com a Amazônia (Abad e Marimon, 2008). O parque possui habitats

florestais, como o cerrado (savana florestal) e mata de galeria, e habitats de savana, como cerrado *sensu stricto* e vegetação saxícola (Marimon Junior e Haridasan, 2005). O clima é caracterizado por forte sazonalidade de precipitação (Figura. 2), com uma estação seca de Maio a Setembro e uma estação chuvosa de Outubro a Abril (Nimer, 1989).

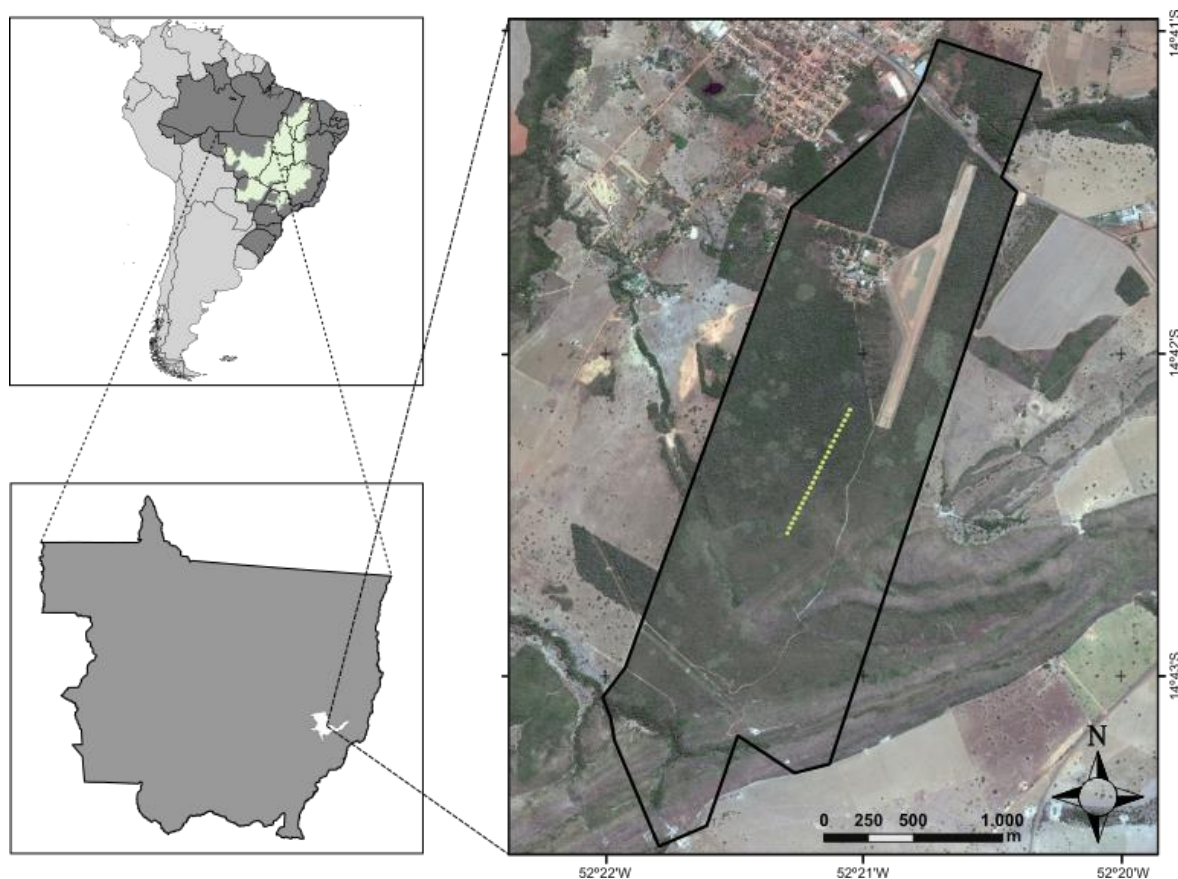


Figura 1. Localização da área de estudo no Parque do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. Os pontos amarelos mostram a posição das 25 armadilhas de interceptação e queda ao longo do gradiente de vegetação, do cerrado *sensu stricto* ao cerrado.

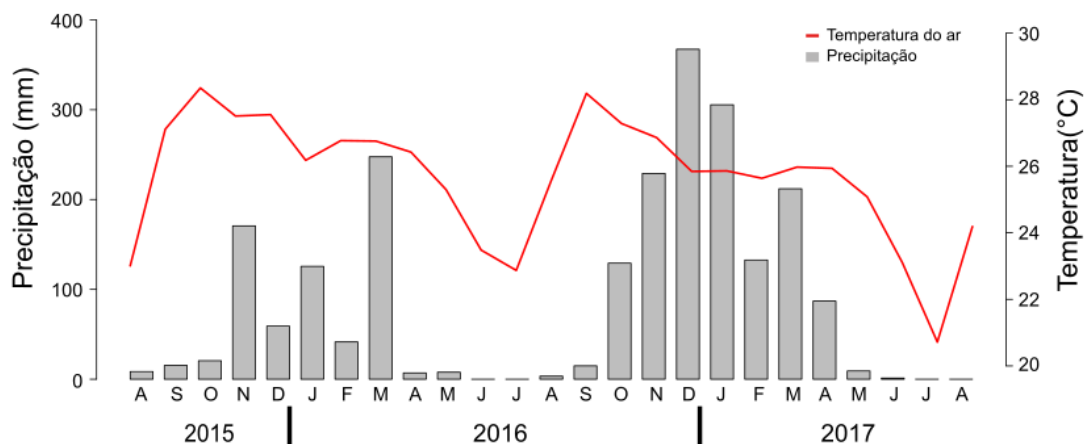


Figura 2. Variação anual na precipitação e temperatura do Parque do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil, de agosto de 2015 a agosto de 2018 coletados na Estação Meteorológica de Nova Xavantina. As barras cinzas representam a precipitação mensal total e as linhas vermelhas a temperatura média mensal.

2.2. Coleta de dados

De agosto de 2015 a agosto de 2017, capturamos lagartos com 25 armadilhas de queda instaladas ao longo de um transecto linear de 720 m em um gradiente de cerrado *sensu stricto* - cerradão (cerrado denso) (Figura. 1). Cada armadilha consistia em quatro baldes de 35 l enterrados no solo, um no centro e três nas extremidades em forma de Y e interligados por três cercas de aço galvanizado de 6 m de comprimento e 50 cm de altura. Abrimos armadilhas por sete dias consecutivos a cada mês. Em campo, de cada lagarto capturado, registramos o comprimento focinho-cloaca (SVL) e o comprimento da cauda com régua de aço inoxidável (precisão de 1 mm), massa corporal com balança de mola (Pesola®, precisão de 0,1 g), e sexo através da eversão do hemipênis em machos e palpação do abdome para detecção de ovos em fêmeas. Nós atribuímos uma marcação permanente para lagarto e os soltamos perto do local de captura. Em análises subsequentes, usamos o número de capturas (como um proxy do tamanho e abundância da população) e o SVL médio (como um proxy da estrutura de idade da população) em cada armadilha / mês como variáveis resposta.

2.2.1 Variáveis ambientais

Registramos variáveis microclimáticas e macroclimáticas em cada um dos 25 meses do estudo, de agosto de 2015 a agosto de 2017. Para descrever a variação microclimática experimentada por lagartos, instalamos um registrador de dados (Onset

HOBO® U23 Pro v2 Temperatura / Relativa Registrador de dados de umidade U23-001) ao lado de cada armadilha de queda, presa a um poste de metal de 50 cm e protegida da chuva e da radiação solar por uma cobertura de PVC, ca. 30 cm do solo. Nós programamos os HOBOS para registrar a temperatura do ar e a umidade relativa em intervalos de 10 minutos durante o período de estudo. Posteriormente, calculamos a média desses registros por hora/dia/armadilha e derivamos os valores absolutos mensais (mínimo, máximo), médias e desvios padrão, compreendendo 14 parâmetros microclimáticos para cada armadilha por mês (25 armadilhas x 25 meses = 625 observações para cada parâmetro) consulte (Tabela 1). Esses parâmetros representam diferentes aspectos do microclima, como sua tendência central e variabilidade. A falha de alguns HOBOS produziu dados ausentes em março de 2016 (Trap 6), julho de 2016 (Trap 2), setembro de 2015 (Trap 25) e outubro de 2015 (Trap 25). Valores ausentes podem reduzir o poder das análises estatísticas devido à perda de informações e graus de liberdade. Entre os métodos disponíveis para lidar com dados ausentes (Quinn e Keough, 2002; Tabachnick e Fidell, 2012), a imputação múltipla é considerada a mais robusta porque requer menos premissas sobre o padrão de omissão (Rubin, 1996; Van Buuren et al., 2006) e introduz menos viés na análise do que simplesmente remover observações com valores omissos (Penone et al., 2014). Estimamos os valores ausentes (1,3% do total) calculando a média de 100 imputações com o pacote AMELIA II (Honaker et al., 2011), usando meses como séries temporais e armadilhas como seção transversal. AMELIA II usa um algoritmo EMB (“maximização da expectativa com bootstrapping”) que é especialmente adequado para séries temporais (Honaker et al., 2011).

Da estação meteorológica Nova Xavantina, localizada no Parque do Bacaba, foram obtidos registros diários de umidade relativa do ar e temperatura do ar. A partir desses registros, derivamos valores das mesmas 14 variáveis indicadas acima para cada mês, que consideramos invariáveis entre as armadilhas em cada mês. Ao final, tivemos 28 preditores ambientais em quatro lotes: macroclima / tendência central (6), macroclima / variabilidade (8), microclima / tendência central (6) e microclima / variabilidade (8) (Tabela 1).

Tabela 1. Preditores ambientais que descrevem diferentes aspectos do macroclima e microclima no Parque do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil central, de agosto de 2015 a agosto de 2017. Os preditores

em negrito foram mantidos após a eliminação dos preditores colineares com um procedimento passo a passo usando variância fatores de inflação.

	Tendência Central	Variabilidade
Macroclima	Umidade relativa máxima	Umidade relativa máxima absoluta
	Temperatura máxima	Temperatura máxima absoluta
	Umidade relativa média	Umidade relativa mínima absoluta
	Temperatura média	Temperatura mínima absoluta
	Umidade relativa mínima	Desvio padrão absoluto de umidade
	Temperatura mínima	Desvio padrão absoluto de temperatura
		Desvio padrão da umidade relativa
		Desvio padrão de temperatura
Microclima	Umidade relativa máxima	Umidade relativa máxima absoluta
	Temperatura máxima	Temperatura máxima absoluta
	Umidade relativa média	Umidade relativa mínima absoluta
	Temperatura média	Temperatura mínima absoluta
	Umidade relativa mínima	Desvio padrão absoluto de umidade
	Temperatura mínima	Desvio padrão absoluto de temperatura
		Desvio padrão da umidade relativa
		Desvio padrão de temperatura

2.3. Análise de dados

2.3.1 Variação espaço-temporal no microclima

Para descrever os gradientes ambientais temporais e espaciais na área de estudo, aplicamos uma análise de componentes principais (PCA) em uma matriz espaço-temporal de variáveis microclimáticas (25 armadilhas x 25 meses = 625 observações), com pacote VEGAN (Oksanen et al., 2017). Em seguida, produzimos um gráfico de superfície ajustando um modelo de regressão local usando Package Locfit (Loader, 2020) com as configurações padrão para representar a variação espaço-temporal no microclimático. Nesse modelo, usamos o primeiro eixo do PC, que explicou 68% da variação total do microclima (Tabela S1) como variável de resposta.

2.3.2 Importância das variáveis ambientais

Primeiro, abordamos as estruturas de colinearidade entre os preditores ambientais. Em um determinado conjunto de variáveis preditoras múltiplas, a colinearidade existe se houver alta correlação múltipla quando uma delas é regredida nas outras (Belsley et al.,

2004). Ao inflar a variância dos parâmetros de regressão, a colinearidade pode ser um problema grave para a estimativa dos parâmetros, potencialmente prejudicando a inferência, a previsão e a identificação de preditores relevantes em um modelo estatístico (Dormann et al., 2013). Portanto, usamos fatores de inflação de variância (VIFs) para identificar e remover preditores colineares. O VIF da variável preditora x_j é definido como:

$$VIF_j = \frac{1}{1 - R_j^2},$$

onde R_j^2 é o quadrado do coeficiente de correlação múltipla resultante da regressão de x_j nas outras variáveis preditoras (Chatterjee e Simonoff, 2013). VIF_j indica o aumento proporcional na variância de $\hat{\beta}_j$ (o coeficiente de regressão múltipla de x_j) em comparação com o que teria sido se as variáveis preditoras não estivessem correlacionadas. Eliminamos as variáveis preditoras colineares com o pacote USDM (Naimi, 2015), usando um procedimento passo a passo que (1) calcula VIFs para todas as variáveis, (2) exclui aquele com o VIF mais alto (usando um corte de 5) e (3) repete o procedimento até que nenhuma variável com $VIF > 5$ permaneça. Esse procedimento reduziu o conjunto para 8 variáveis preditoras, que utilizamos nas análises estatísticas descritas a seguir: Macroclima / Tendência Central, (1) temperatura média; Macroclima / Variabilidade, (2) umidade relativa máxima absoluta, (3) temperatura máxima absoluta, (4) umidade relativa mínima absoluta, e (5) desvio padrão da umidade relativa; Microclima / Tendência Central, (6) umidade relativa máxima; e Microclima / Variabilidade, (7) umidade relativa máxima absoluta e (8) temperatura máxima absoluta (Tabela 1). A correlação par a par máxima entre eles foi de 0,79.

Em segundo lugar, usamos uma combinação de modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) e decomposição de variância (Bolker et al., 2009; Faraway, 2016) para avaliar a importância relativa de (1) macroclima vs. microclima e (2) tendência central vs. preditores de variabilidade sobre o número de capturas e a estrutura de idade da população. Os GLMMs tiveram o número de capturas ou o SVL médio como a variável de resposta, as variáveis ambientais padronizadas (oito variáveis preditoras selecionadas na etapa anterior) como efeitos fixos e armadilha e mês como efeitos aleatórios. Ajustamos um modelo misto de Poisson para o número de capturas e um modelo misto gaussiano para SVL, com o pacote LME4 (Bates et al., 2015). Para cada GLMM calculamos a fração da variância total explicada pelos efeitos fixos, chamados de R^2 marginal de modelos de efeitos mistos (Nakagawa e Schielzeth, 2013), e a incerteza em

torno de sua estimativa usando 1000 réplicas de bootstrapping paramétrico com pacote RPTR (Stoffel et al., 2017). Em seguida, calculamos separadamente o R^2 marginal combinado para cada lote de preditores (macroclima vs. microclima e tendência central vs. variabilidade) e a incerteza em torno de sua estimativa usando 1000 réplicas de bootstrapping paramétrico com pacote PARTR2 (Stoffel et al., 2021). Paralelizamos as execuções com os pacotes FUTURE (Bengtsson, 2020) e FURRR (Vaughan e Dancho, 2020).

Terceiro, conduzimos a seleção de modelos e a média sob uma abordagem de teoria da informação (Burnham e Anderson, 2002; Burnham e Anderson, 2004), com base no critério de informação de Akaike corrigido para amostras finitas (AICc), com o pacote MUMIN (Barton, 2017). Realizamos uma triagem exaustiva de todos os modelos possíveis para avaliar a importância dos preditores ambientais, determinados como a soma dos pesos de Akaike para todos os modelos contendo um determinado preditor, e retidos aqueles com $\Delta AICc \leq 2$ (Burnham e Anderson, 2002). Realizamos todas as análises no ambiente R (R Core Team, 2020).

3. RESULTADOS

3.1 Padrões de captura de espécies

Amostramos 273 indivíduos *Ameiva ameiva*, representando 401 capturas e recapturas, durante o período de estudo (Figura. 3A-B). Em média, recapturamos cada lagarto em 0,37 ocasiões. Em geral, encontramos variação espaço-temporal evidente na população de *A. ameiva* (Figura. 4), com maiores capturas na estação seca (abril - agosto) e na porção aberta do gradiente (cerrado *sensu stricto*) (Figura. 5).

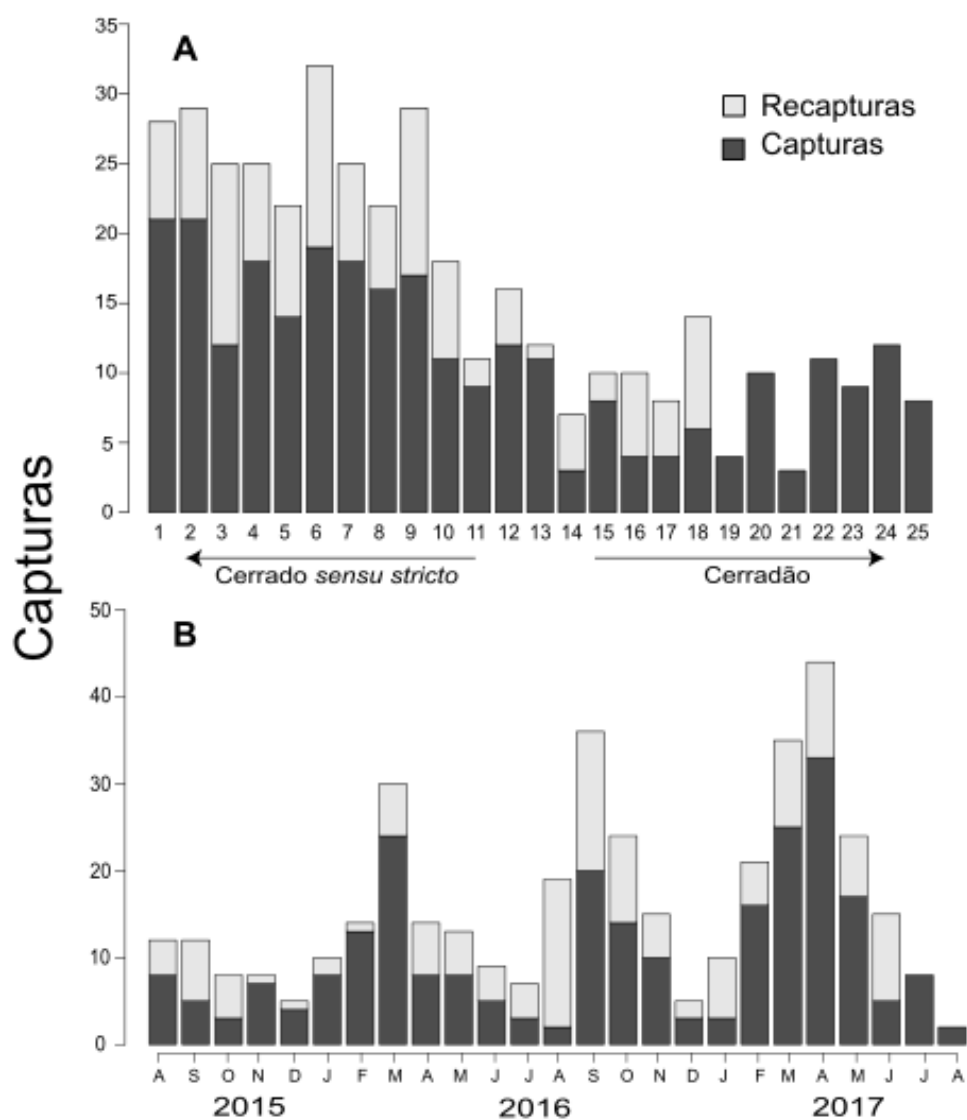


Figura 3. Gráfico de barras representando a frequência de capturas e recapturas de *Ameiva ameiva* ao longo de um gradiente de cerrado *sensu stricto*-cerradão, no Parque Municipal do Bacaba, Mato Grosso, Brasil. cerrado *sensu stricto* (armadilhas 1-12) e Cerradão (armadilhas 13-25).

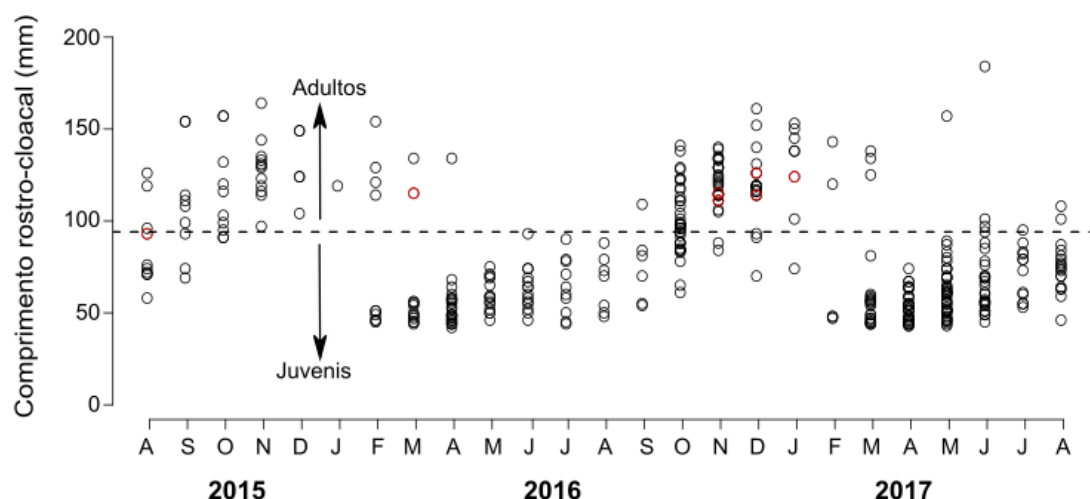


Figura 4. Comprimento rostro-cloacal (SVL) de *Ameiva ameiva* capturado de agosto de 2015 a agosto de 2017 ao longo de um gradiente de cerrado *sensu stricto* - cerradão no Parque do Bacaba, Mato Grosso, Brasil. A linha tracejada indica o (SVL) da menor fêmea com ovos (96 mm).

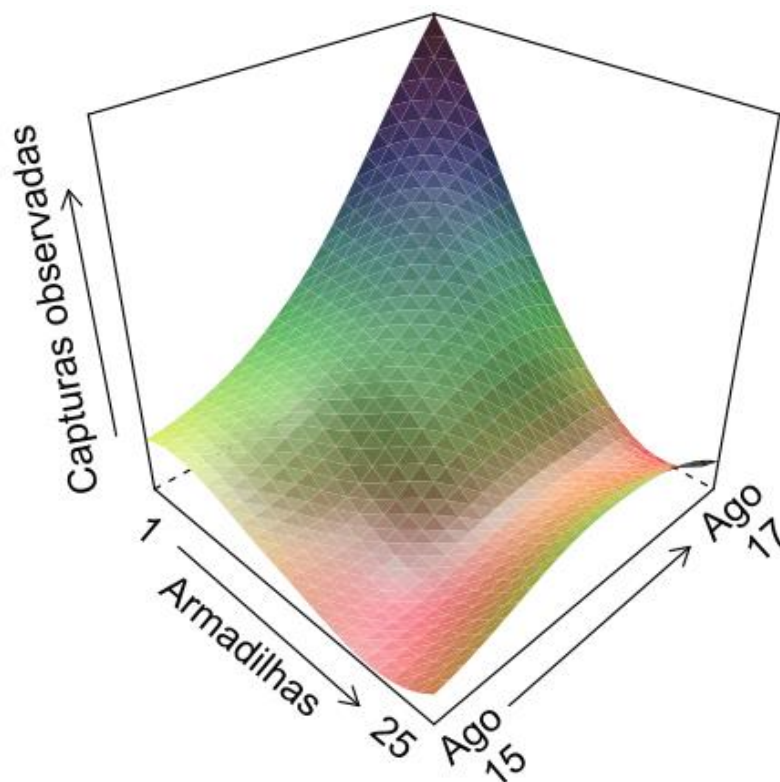


Figura 5. O gráfico de superfície indica a variação espacial e temporal nas capturas observadas de *Ameiva ameiva* ao longo de um gradiente ambiental do cerrado *sensu stricto* ao cerradão no Parque do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

3.2 Variação espaço-temporal no microclima

Os dois primeiros eixos do PCA explicaram em conjunto 86% da variação espaço-temporal total nos parâmetros microclimáticos (PC1 = 67,5%, PC2 = 18,5%). PC1

aumentou de cerrado *sensu stricto* (copa aberta) para cerradão (copa fechada) e foi mais alta na estação chuvosa que durante uma seca (Figura. 6), descrevendo um gradiente ambiental de diminuição da temperatura e aumento da umidade relativa (Tabela S1).

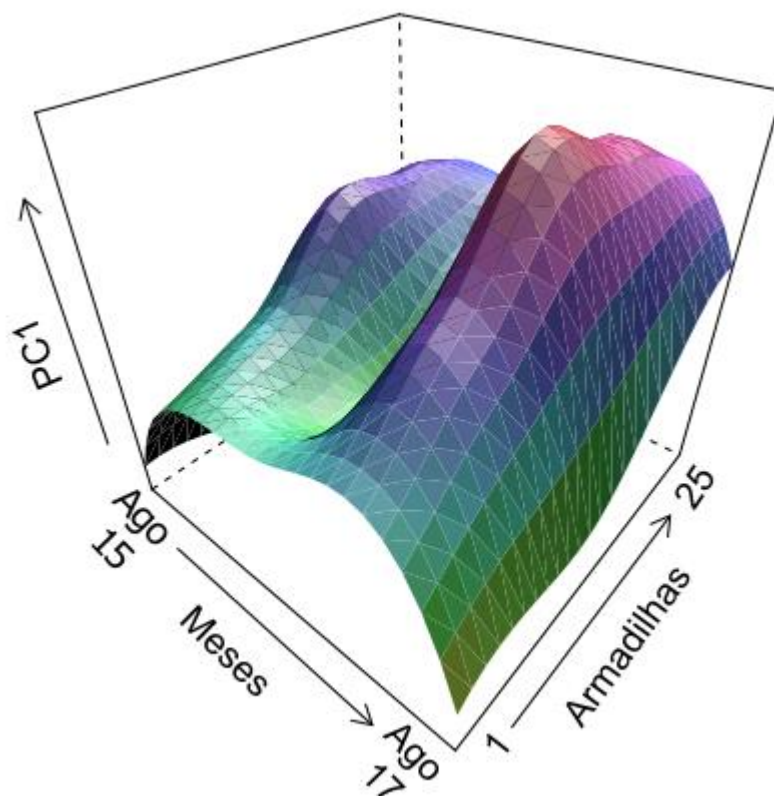


Figura 6. Os gráficos de superfície indicam a variação espaço-temporal do microclima ao longo de um gradiente ambiental do cerrado *sensu stricto* ao cerradão no Parque do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. O número de armadilhas aumenta de cerrado *sensu stricto* para cerradão.

3.3 Importância da variável ambiental

No GLMM para o número de capturas, os efeitos da armadilha e do mês foram altamente significativos e as armadilhas foram responsáveis pela maior parte da variância devido aos efeitos aleatórios (Tabela 2). Os efeitos dos preditores ambientais também foram significativos, respondendo por 17% da variância no número de capturas. Os preditores de macroclima explicaram cerca de quatro vezes a variância no número de capturas devido a efeitos fixos em relação aos preditores de microclima. Os preditores de dispersão explicaram cerca de sete vezes mais a variância nas capturas do que os preditores de tendência central. A média do modelo indicou que o desvio padrão da umidade relativa (macroclima, efeito positivo), a temperatura máxima absoluta

(macroclima, efeito positivo) e a temperatura máxima absoluta (microclima, efeito negativo) foram os preditores mais importantes do número de capturas.

No GLMM para o SVL médio, os efeitos do mês foram significativos, respondendo por quase toda a variância devido aos efeitos aleatórios (Tabela 2). Os efeitos dos preditores ambientais também foram significativos, respondendo por 33% da variância no SVL médio. Preditores de macroclima e dispersão explicaram sobre toda a variância no número de capturas devido a efeitos fixos. A média do modelo indicou que a temperatura máxima absoluta (macroclima, efeito positivo), a temperatura média (macroclima, efeito negativo) e a umidade relativa mínima absoluta (macroclima, efeito positivo) foram os preditores mais importantes do SVL médio.

Tabela 2. Decomposição de variância entre fatores aleatórios e fixos de modelos mistos lineares generalizados relacionando o número de capturas e o comprimento médio de focinho-cloaca de *Ameiva ameiva* para diferentes lotes de preditores ambientais.

	Marginal R^2	CI 95%	P permutado	logLik P
Número de capturas				
Efeitos aleatórios				
Armadinhas	0.3240	0.1409 – 0.4770	0.001	2.15e-13
Mês	0.0618	9.45e-08 – 0.0910	0.001	8.97e-06
Efeitos fixos	0.1698	0.1149 – 0.3230		4.359e-05
Macroclima	0.1352	0.0740 – 0.2850		
Microclima	0.0337	0.0000 – 0.1876		
Tendencia central	0.0213	0.0000 – 0.1752		
Dispersão	0.1470	0.0904 – 0.2952		
Comprimento médio do SLV				
Efeitos aleatórios				
Armadinhas	0.0129	0 – 0.0433	0.106	0.112
Mês	0.3370	0.1540 – 0.5020	0.001	3.6e-21
Efeitos fixos	0.3331	0.1860 – 0.5490		0.007963
Macroclima	0.3301	0.1757 – 0.5551		
Microclima	0.0000	0.0000 – 0.2965		
Tendencia central	0.0542	0.0000 – 0.3420		
Dispersão	0.2775	0.1366 – 0.4999		

Tabela 3. Média do modelo com base no critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com base em todas as combinações de termos de efeito fixo em um modelo misto linear generalizado global relacionando o número de capturas de *Ameiva ameiva* a preditores ambientais selecionados.

	Estimativa	SE	Ajustado SE	z	P	Importância
Intercepto	-0.94478	0.20086	0.20126	4.694	2.7e-06	

Macroclima: desvio padrão da umidade relativa	0.69568	0.19143	0.19167	3.630	0.000284	1.00
Microclima: temperatura máxima absoluta	0.38172	0.14507	0.14527	2.628	0.008599	0.97
Macroclima: temperatura máxima absoluta	-0.45986	0.29595	0.29617	1.553	0.120496	0.84
Macroclima: temperatura média	0.27512	0.22260	0.22277	1.235	0.216833	0.75
Microclima: umidade relativa máxima	0.21951	0.20731	0.20746	1.058	0.290014	0.67
Macroclima: Umidade relativa mínima absoluta	0.23703	0.29497	0.29516	0.803	0.421942	0.56
Microclima: Umidade relativa máxima absoluta	0.04397	0.09330	0.09339	0.471	0.637759	0.40
Macroclima: Umidade relativa máxima absoluta	0.03400	0.09899	0.09910	0.343	0.731538	0.33

Tabela 4. Média do modelo com base no critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras com base em todas as combinações de termos de efeito fixo em um modelo misto linear generalizado global que relaciona o comprimento médio do focinho-cloaca de *Ameiva ameiva* a preditores ambientais selecionados.

	Estimate	SE	Adjusted SE	z	P	Importance
Intercepto	87.2281	4.2063	4.2274	20.634	< 2e-16	
Macroclima: temperatura máxima absoluta	31.4296	8.6228	8.6632	3.628	0.000286	1.00
Macroclima: temperatura média	-13.5677	7.7877	7.8224	1.734	0.082835	0.97
Macroclima: Umidade relativa mínima absoluta	14.9872	10.3406	10.3856	1.443	0.149000	0.96
Macroclima: desvio padrão da umidade relativa	-4.6148	6.9742	7.0057	0.659	0.510068	0.89
Macroclima: Umidade relativa máxima absoluta	4.9248	5.8638	5.8899	0.836	0.403070	0.89
Microclima: Umidade relativa máxima absoluta	1.5890	2.9696	2.9824	0.533	0.594177	0.83
Microclima: umidade relativa máxima	-1.8013	5.9836	6.0099	0.300	0.764389	0.75

Microclima: temperatura máxima absoluta	-0.2122	2.1003	2.1108	0.101	0.919921	0.68
--	---------	--------	--------	-------	----------	------

4. DISCUSSÃO

Investigamos as variações do macro e microclima sobre a dinâmica populacional do lagarto *Ameiva ameiva*. Encontramos uma variação espaço-temporal no microclima. A estrutura do gradiente ambiental exibe um padrão de redução da temperatura e aumento da umidade (cerrado *sensu stricto* para o cerradão), sendo que as áreas abertas apresentam maior variação. O desvio padrão da umidade relativa (macroclima, efeito positivo), a temperatura máxima absoluta (macroclima, efeito positivo) e a temperatura máxima absoluta (microclima, efeito negativo) foram os melhores preditores do número de capturas de *A. ameiva*, atingindo os maiores picos de captura no cerrado *sensu stricto* e durante os meses mais secos. A variação temporal na estrutura etária é mais responsiva à temperatura máxima absoluta (macroclima, efeito positivo), à temperatura média (macroclima, efeito negativo) e à umidade relativa mínima absoluta (macroclima, efeito positivo). Sendo assim, o lagarto *A. ameiva* apresentou ciclo de vida anual, com baixa sobreposição de gerações, reprodução durante a estação chuvosa e com eclosão a dos jovens no fim da estação chuvosa.

A variação ambiental do cerrado *sensu stricto* para o cerradão promoveu mudanças significativas no microclima. As áreas abertas (cerrado *sensu stricto*) apresentaram maior variação de temperatura e umidade, isso devido a estruturação do ambiente que possui árvores espaçadas, dossel descontínuo e uma fina camada serapilheira, o que permite maior incidência de radiação solar e exposição do solo, tornando o ambiente mais seco e quente durante o dia e um rápido esfriamento durante a noite. Além da variação no espaço, o Cerrado apresenta uma forte variação temporal com períodos chuvosos bem estabelecidos ao longo do ano. Essa variação no espaço-temporal reflete a abundância da espécie *A. ameiva*, com maiores capturas durante estação de seca e na porção aberta do gradiente ambiental. Esse padrão de variação espaço-temporal também foi observado para a comunidade de formigas veludo no mesmo gradiente, onde riqueza e abundância das espécies atingem os níveis mais altos nas áreas mais secas e quentes do gradiente, indicando uma substituição de espécies ao longo do gradiente (Alvarenga et al., 2017).

A maior abundância se concentrou no cerrado *sensu stricto* durante o período de seca. Esse resultado está fortemente associado com as variações no microclima e a disponibilidade de áreas adequadas para a termorregulação (Matthews et al., 2010; Huang et al., 2014; Costa et al., 2020), principalmente para os lagartos que vivem próximos do solo (Sears and Angilletta Jr, 2015). A variação de temperatura no ambiente pode influenciar o tempo de forrageamento, taxas de assimilação digestiva e a resposta de fuga a potenciais predadores (Porter et al., 1973; Adolph, 1990; Adolph and Porter, 1993), essas atividades podem provocar flutuações nas taxas demográficas de lagartos como *Ameiva ameiva* (Colli, 1991; Wiederhecker et al., 2002; Sousa et al., 2015).

Dentre as variáveis macro e microclimática analisadas, a temperatura máxima absoluta (macroclima), à temperatura média (macroclima) e à umidade relativa mínima absoluta (macroclima) foram os melhores preditores de variação SVL. Este resultado está intimamente relacionado com a história de vida e ecologia termal do lagarto *Ameiva ameiva*. Por exemplo, um estudo desenvolvido com lagartos na Amazônia mostra que a família Teiidae apresenta altas temperaturas corporais e que tais características podem afetar o desempenho fisiológico das espécies termorreguladoras em seus ambientes naturais (Diele-Viegas et al., 2018). *A. ameiva* apresentou um ciclo reprodutivo anual bem estabelecido, com baixa sobreposição entre gerações, e com a reprodução ocorrendo durante a estação chuvosa. Em geral, a reprodução durante o período com maior precipitação é uma tática reprodutiva utilizada por muitas espécies de lagartos do Cerrado como *Polychrus acutirostris* Spix 1825 (Garda et al., 2012), *Tropidurus itambere* Rodrigues 1987 (Van Sluys, 1993), 1993) e *Tropidurus torquatus* (Wiederhecker et al., 2002). Para o lagarto *Ameiva ameiva* esses resultados podem estar relacionados ao conservadorismo filogenético e condições dos microhabitats, mas principalmente com a maior disponibilidade de artrópodes no Cerrado durante a estação chuvosa, alimento predominante da dieta de *A. ameiva* (Colli, 1991; Vitt, 1992).

O nosso estudo mostra que as variações no microclima causada pelas mudanças na estrutura dos habitats no nível do solo, influenciam diretamente a dinâmica espaço-temporal da população do lagarto *Ameiva ameiva*. Além disso, *A. ameiva* também apresentou uma clara preferência por microhabitats abertos (cerrado *sensu stricto*) e um ciclo reprodutivo anual, características estas que estão intimamente relacionadas com ecologia térmica da espécie e a sazonalidade climática do Cerrado. Portanto, entender como as mudanças macro e microclimáticas afetam as populações de lagartos tropicais pode ser essencial para a conservação e persistência das espécies de lagartos do Cerrado.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABAD, J. C. S., AND B. S. MARIMON. 2008. Caracterização e diagnóstico ambiental do Parque do Bacaba (Nova Xavantina, MT), p. 23-56. *In: Gestão e Educação Ambiental: Água, Biodiversidade e Cultura*. J. E. Santos and C. Galbiati (eds.). RiMa, São Carlos.
- ADOLPH, S. C. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*. 71:315-327.
- ADOLPH, S. C., AND W. P. PORTER. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist*. 142:273-295.
- ADOLPH, S. C., AND W. P. PORTER. 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: Age and size at maturity. *Oikos*. 77:267-278.
- ALVARENGA, J. M., C. R. VIEIRA, L. B. GODINHO, P. H. CAMPELO, J. P. PITTS, AND G. R. COLLI. 2017. Spatial-temporal dynamics of neotropical velvet ant (Hymenoptera: Mutillidae) communities along a forest-savanna gradient. *PloS ONE*. 12:1-20.
- BARTON, K. 2017. MuMIn: Multi-model inference.
- BATES, D., M. MACHLER, B. M. BOLKER, AND S. C. WALKER. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*. 67:1-48.
- BELSLEY, D. A., E. KUH, AND R. E. WELSCH. 2004. *Regression Diagnostics: Identifying Influential Data and Sources of Collinearity*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- BENGTTSSON, H. 2020. A unifying framework for parallel and distributed processing in R using futures. *arXiv*. 2008.00553v2.
- BOLKER, B. M., M. E. BROOKS, C. J. CLARK, S. W. GEANGE, J. R. POULSEN, M. H. H. STEVENS, AND J. S. S. WHITE. 2009. Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 24:127-135.

- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multimodel inference : A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in Model selection. *Sociological Methods & Research*. 33:261-304.
- CHATTERJEE, S., AND J. S. SIMONOFF. 2013. *Handbook of Regression Analysis*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- COLLI, G. R. 1991. Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the cerrado of central Brazil. *Copeia*. 1991:1002-1012.
- COSTA, B. M., D. L. PANTOJA, H. C. SOUSA, T. A. QUEIROZ, AND G. R. COLLI. 2020. Long-term, fire-induced changes in habitat structure and microclimate affect Cerrado lizard communities. *Biodiversity and Conservation*. 29:1659–1681.
- DIELE-VIEGAS, L. M., L. J. VITT, B. SINERVO, G. R. COLLI, F. P. WERNECK, D. B. MILES, W. E. MAGNUSSON, J. C. SANTOS, C. M. SETTE, G. H. O. CAETANO, E. PONTES, AND T. C. S. AVILA-PIRES. 2018. Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PLoS ONE*. 13:1-23.
- DILLON, M. E., AND H. A. WOODS. 2016. Introduction to the symposium: Beyond the mean: Biological impacts of changing patterns of temperature variation. *Integrative and comparative biology*. 56:11-13.
- DORMANN, C. F., J. ELITH, S. BACHER, C. BUCHMANN, G. CARL, G. CARRÉ, J. R. G. MARQUÉZ, B. GRUBER, B. LAFOURCADE, P. J. LEITÃO, T. MÜNKEMÜLLER, C. MCCLEAN, P. E. OSBORNE, B. REINEKING, B. SCHRÖDER, A. K. SKIDMORE, D. ZURELL, AND S. LAUTENBACH. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 36:27-46.

- FARAWAY, J. J. 2016. Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models. Second Edition. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL.
- GARDA, A. A., G. C. COSTA, F. G. R. FRANÇA, L. G. GIUGLIANO, G. S. LEITE, D. O. MESQUITA, C. NOGUEIRA, L. TAVARES-BASTOS, M. M. VASCONCELLOS, AND G. H. C. VIEIRA. 2012. Reproduction, body size, and diet of *Polychrus acutirostris* (Squamata: Polychrotidae) in two contrasting environments in Brazil. Journal of Herpetology. 46:2-8.
- HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES, AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology. 25:1965-1978.
- HONAKER, J., G. KING, AND M. BLACKWELL. 2011. Amelia II: A Program for Missing Data. Journal of Statistical Software. 45:1-47.
- HUANG, S.-P., W. P. PORTER, M.-C. TU, AND C.-R. CHIOU. 2014. Forest cover reduces thermally suitable habitats and affects responses to a warmer climate predicted in a high-elevation lizard. Oecologia. 175:25-35.
- LEMBRECHTS, J. J., AND I. NIJS. 2020. Microclimate shifts in a dynamic world. Science. 368:711-712.
- LOADER, C. 2020. Locfit: local regression, likelihood and density estimation.
- MARIMON JUNIOR, B. H., AND M. HARIDASAN. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso , Brasil 1. 19:913-926.
- MATTHEWS, C. E., C. E. MOORMAN, C. H. GREENBERG, AND T. A. WALDROP. 2010. Response of reptiles and amphibians to repeated fuel reduction treatments. The Journal of Wildlife Management. 74:1301-1310.

- MONTEJO-KOVACEVICH, G., S. H. MARTIN, J. I. MEIER, C. N. BACQUET, M. MONLLOR, C. D. JIGGINS, AND N. J. NADEAU. 2020. Microclimate buffering and thermal tolerance across elevations in a tropical butterfly. *Journal of Experimental Biology*. 223:1-12.
- NAIMI, B. 2015. usdm: Uncertainty Analysis for Species Distribution Models. R package version 1.1-15. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=usdm>.
- NAKAGAWA, S., AND H. SCHIELZETH. 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models *Methods in Ecology and Evolution*. 4:133-142.
- NIMER, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. BR: IBGE Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, M. FRIENDLY, R. KINDT, P. LEGENDRE, D. MCGLINN, P. R. MINCHIN, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. H. H. STEVENS, E. SZOECS, AND H. WAGNER. 2017. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-5.
- PECL, G. T., M. B. ARAÚJO, J. D. BELL, J. BLANCHARD, T. C. BONEBRAKE, I.-C. CHEN, T. D. CLARK, R. K. COLWELL, F. DANIELSEN, AND B. EVENGÅRD. 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*. 355:1-9.
- PENONE, C., A. D. DAVIDSON, K. T. SHOEMAKER, M. DI MARCO, C. RONDININI, T. M. BROOKS, B. E. YOUNG, C. H. GRAHAM, G. C. COSTA, AND R. FRECKLETON. 2014. Imputation of missing data in life-history trait datasets: Which approach performs the best? *Methods in Ecology and Evolution*. 5:961-970.
- PINCEBOURDE, S., C. C. MURDOCK, M. VICKERS, AND M. W. SEARS. 2016. Fine-scale microclimatic variation can shape the responses of organisms to global change in

- both natural and urban environments. *Integrative and Comparative Biology*. 56:45-61.
- PINCEBOURDE, S., AND C. SUPPO. 2016. The vulnerability of tropical ectotherms to warming is modulated by the microclimatic heterogeneity. *Integrative and comparative biology*. 56:85-97.
- PORTER, W. P., J. W. MITCHELL, W. A. BECKMAN, AND C. B. DEWITT. 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology. *Oecologia*. 13:1-54.
- QUINN, G. P., AND M. J. KEOUGH. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- R CORE TEAM. 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RUBIN, D. B. 1996. Multiple imputation after 18+ years. *Journal of the American Statistical Association*. 91:473-489.
- SEARS, M. W., AND M. J. ANGILLETTA JR. 2015. Costs and benefits of thermoregulation revisited: both the heterogeneity and spatial structure of temperature drive energetic costs. *The American Naturalist*. 185:E94-E102.
- SEARS, M. W., M. J. ANGILLETTA, M. S. SCHULER, J. BORCHERT, K. F. DILLIPLANE, M. STEGMAN, T. W. RUSCH, AND W. A. MITCHELL. 2016. Configuration of the thermal landscape determines thermoregulatory performance of ectotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113:10595-10600.
- SEARS, M. W., E. RASKIN, AND M. J. ANGILLETTA JR. 2011. The world is not flat: defining relevant thermal landscapes in the context of climate change. *Integrative and Comparative Biology*. 51:666-675.

- SILVA, T. F., B. F. E. ANDRADE, R. TEIXEIRA, AND M. GIOVANELLI. 2003. Ecologia de *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) na Restinga de Guriri, São Mateus, Espírito Santo, sudeste do Brasil. Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão. 15:5-15.
- SINERVO, B. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches Science. 328:1354-1354.
- SOUSA, H. C., A. SOARES, B. M. COSTA, D. L. PANTOJA, G. H. CAETANO, T. A. DE QUEIROZ, AND G. R. COLLI. 2015. Fire Regimes and the demography of the Lizard *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a biodiversity Hotspot. South American Journal of Herpetology. 10:143-156.
- STOFFEL, M. A., S. NAKAGAWA, AND H. SCHIELZETH. 2017. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. Methods in Ecology and Evolution. 8:1639-1644.
- STOFFEL , M. A., S. NAKAGAWA, AND H. SCHIELZETH. 2021. partR2: Partitioning R2 in generalized linear mixed models. bioRxiv.
- SUNDAY, J. M., A. E. BATES, M. R. KEARNEY, R. K. COLWELL, N. K. DULVY, J. T. LONGINO, AND R. B. HUEY. 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. Proceedings of the National Academy of Sciences. 111:5610-5615.
- TABACHNICK, B. G., AND L. S. FIDELL. 2012. Using Multivariate Statistics. Pearson, Upper Saddle River, NJ.
- VAN BUUREN, S., J. P. L. BRAND, C. G. M. GROOTHUIS-ODSHOORN, AND D. B. RUBIN. 2006. Fully conditional specification in multivariate imputation. Journal of Statistical Computation and Simulation. 76:1049-1064.
- VAN SLUYS, M. 1993. Food habits of the lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in southeastern Brazil. Journal of herpetology. 27:347-351.

- VAUGHAN, D., AND M. DANCHO. 2020. furr: Apply Mapping Functions in Parallel using Futures. R package version 0.2.1. <https://CRAN.R-project.org/package=furr>.
- VITT, L. J. 1992. Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation, p. 135-149. *In*: Reproductive biology of South American vertebrates. Springer.
- VITT, L. J., AND G. R. COLLI. 1994. Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. Canadian Journal of Zoology. 72:1986-2008.
- VITT, L. J., G. R. COLLI, J. P. CALDWELL, D. O. MESQUITA, A. A. GARDA, AND F. G. R. FRANÇA. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. Journal of Herpetology. 41:654-663.
- WARREN, R., J. VANDERWAL, J. PRICE, J. A. WELBERGEN, I. ATKINSON, J. RAMIREZ-VILLEGAS, T. J. OSBORN, A. JARVIS, L. P. SHOO, AND S. E. WILLIAMS. 2013. Quantifying the benefit of early climate change mitigation in avoiding biodiversity loss. Nature Climate Change. 3:678-682.
- WIEDERHECKER, H. C., A. C. S. PINTO, AND G. R. COLLI. 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata : Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of central Brazil. Journal of Herpetology. 36:82-91.
- WOODS, H. A., M. E. DILLON, AND S. PINCEBOURDE. 2015. The roles of microclimatic diversity and of behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change. Journal of Thermal Biology. 54:86-97.

CAPÍTULO 2- EFEITOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE A DEMOGRAFIA DO LAGARTO *AMEIVA AMEIVA* (SQUAMATA, TEIIDAE)

A ser submetido para publicação no periódico: *Ecology*

RESUMO

As mudanças ambientais do Antropoceno, como alterações do clima, aumento dos níveis atmosféricos de CO₂ e uso da terra, exercem forte impacto sobre a biodiversidade em escala global. Os modelos climáticos mais recentes predizem um aumento de temperatura e mudanças nos padrões de precipitação, que podem ter grande impacto sobre as populações naturais de ectotermos. Nós investigamos os efeitos das variações climáticas sobre a demografia de *Ameiva ameiva*. Utilizamos dados de marcação e recaptura de médio prazo (agosto de 2015 a agosto de 2019) para compreender a variação da estrutura de tamanho e para determinar os efeitos das variações do clima sobre a demografia. Implementamos modelos de projeção integral para avaliar taxas demográficas específicas por tamanho que mais contribuem para o crescimento populacional. O efeito temporal aleatório foi o único preditor de importância das taxas de captura, recrutamento e sobrevivência. O recrutamento atingiu os maiores valores entre janeiro e março. *Ameiva ameiva* foi mais abundante entre o fim da estação chuvosa e o início da estação seca (outubro). A sobrevivência foi máxima durante o período de seca (junho a setembro) e menor nos meses chuvosos (novembro a fevereiro). A sobrevivência, o crescimento corporal e a fecundidade de fêmeas com maiores tamanhos corporais contribuíram mais para o crescimento populacional. As condições ambientais favoráveis durante o período durante o período de seca indicam uma compensação entre a sobrevivência e a atividade dos indivíduos de *Ameiva ameiva*. Desta forma, à medida que o clima e os padrões de precipitação e temperatura se tornam mais imprevisíveis, nossos resultados indicam que o declínio populacional se tornará evidente. No entanto, os padrões identificados apontam que espécies amplamente distribuídas e com altas temperaturas preferenciais como *A. ameiva* podem se beneficiar do aumento de temperatura nos trópicos.

Palavras-chave: demografia, horas de atividade, lagarto, mudanças climáticas.

ABSTRACT

Anthropocene environmental changes, such as climate change, increased atmospheric CO₂ levels and land use, have a strong impact on biodiversity on a global scale. The most recent climate models predict an increase in temperature and changes in precipitation patterns, which can have a major impact on natural populations of ectotherms. We investigated the effects of climatic variations on *Ameiva ameiva* demography. We used medium-term marking and recapture data (August 2015 to August 2019) to understand the variation in the size structure and to determine the effects of climate variations on demographics. We have implemented integral projection models to assess size-specific demographic rates that contribute most to population growth. The random temporal effect was the only predictor of the importance of rates of capture, recruitment and survival. Recruitment reached the highest levels between January and March. Mulberry was more abundant between the end of the rainy season and the beginning of the dry season (October). Survival was maximum during the dry season (June to September) and lowest in the rainy months (November to February). The survival, body growth and fertility of females with larger body sizes contributed more to population growth. The favorable environmental conditions during the period during the drought period indicate a trade-off between survival and the activity of the *Ameiva ameiva* individuals. In this way, as the climate and the patterns of precipitation and temperature become more unpredictable, our results indicate that the population decline will become evident. However, the identified patterns indicate that species widely distributed and with high preferential temperatures such as *A. ameiva* can benefit from the increase in temperature in the tropics.

Keywords: Demography; Hours of activity; Lizard; Climate changes.

1. INTRODUÇÃO

A história de vida de uma espécie pode ser compreendida por meio das variações nas características populacionais promovidas por fatores genéticos e ambientais (Townsend et al., 2010). As mudanças ambientais do Antropoceno, como alterações do clima, aumento dos níveis atmosféricos de CO₂ e uso da terra, podem afetar as taxas vitais (e.g., recrutamento, mortalidade, migração) das espécies, restringindo a persistência de suas populações e sua expansão para novas áreas (Stenseth et al., 2018). Além disso, o efeito do clima associado a fatores dependentes da densidade provoca um forte impacto sobre a biodiversidade em escala global (Bellard et al., 2012). Dessa forma, compreender como as mudanças ambientais afetam a dinâmica populacional das espécies é essencial para prever e mitigar os seus impactos (Cavallo et al., 2015; Gamelon et al., 2017).

Os modelos climáticos mais recentes predizem alterações no aumento da temperatura e mudanças nos padrões de precipitação para regiões de clima tropical sazonal, como o Cerrado (Stocker et al., 2013). Essas alterações operam por meio de parâmetros locais como a temperatura, o vento, a quantidade de chuvas e os eventos de seca (Stenseth et al., 2018), que podem influenciar o tempo de desenvolvimento, a atividade de forrageio, o crescimento populacional e o ciclo reprodutivo das espécies (Jenouvrier et al., 2009). Por exemplo, o adiantamento de processos fenológicos decorrente de mudanças climáticas afeta diretamente a reprodução e o período de desenvolvimento de plantas e animais (Struelens et al., 2018; Wadgymar et al., 2018). Alterações fenológicas podem reduzir a disponibilidade de alimento, por exemplo quando picos de populações de presas antecedem os de predadores (Visser et al., 2006), afetando a estrutura das comunidades por meio das relações tróficas entre as espécies (Forrest and Miller-Rushing, 2010).

Organismos ectotérmicos são especialmente suscetíveis a alterações na temperatura ambiental, por dependerem de uma fonte externa de calor para sua homeostase (Angilletta et al., 2002; Deutsch et al., 2008). A variação nas temperaturas ambientais pode aumentar ou diminuir as horas de atividade diárias dos indivíduos, comprometendo suas oportunidades para procurar alimento, fugir de potenciais predadores e encontrar parceiros para a reprodução (Lelievre et al., 2010; Diele-Viegas et al., 2019). Lagartos desempenham essas atividades dentro de limites de tolerância térmica, conhecidos como crítico máximo (TC_{max}) e crítico mínimo (TC_{min}) (Sinervo, 2010). Quando as temperaturas ambientais ultrapassam esses limites térmicos, os animais

se retiram para abrigos com restrição do período de atividade (Sinervo et al., 2018). Porém, as características da história de vida de um organismo não são fixas e podem se ajustar às variações que ocorrem na natureza (Angilletta et al., 2009). A capacidade de resposta dos organismos a essas mudanças é essencial para determinar sua sobrevivência. Diversos estudos indicam que essa capacidade é menor em espécies de lagartos neotropicais, por estarem expostos a altas temperaturas e viverem próximos de seus limites térmicos fisiológicos (Huey et al., 2012). Portanto, essas espécies são consideradas altamente sensíveis às mudanças climáticas, que podem afetar seu desempenho, sua aptidão e sua demografia (Huey et al., 2009; Diele-Viegas et al., 2018). Por exemplo, o aumento da temperatura promoveu uma redução nas horas de atividade do lagarto *Tropidurus torquatus*, afetando negativamente sua aptidão e sobrevivência (Piantoni et al., 2019). As variações no clima também influenciam diretamente a sobrevivência das ninhadas de ectotérmicos ovíparos (Booth, 2018), pois necessitam de condições externas ideais para a incubação dos ovos e um desenvolvimento embrionário bem-sucedido. Além disso, a temperatura de incubação de diversas espécies de répteis induz diferentes características fenotípicas como sexo, tamanho e comportamento (Booth, 2017). Esses efeitos sub-letais podem ser agravados com o aumento da temperatura impulsionando a extinção de populações locais (Somero, 2011).

O lagarto *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758) possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo na América do Sul, Panamá, Galápagos e em ilhas do Caribe (Vanzolini et al., 1980; Schwartz and Henderson, 1991). *Ameiva ameiva* possui tamanho médio e forrageia ativamente, o que permite utilizar uma grande variedade de presas (Silva et al., 2003). No Brasil, essa espécie possui ampla distribuição e ocorre tanto em áreas naturais quanto em ambientes antrópicos (Vanzolini, 1972; Vitt and Colli, 1994). Além disso, ela é heliotérmica e prefere habitats abertos, onde apresenta alta temperatura corporal em atividade (Sartorius et al., 1999). No Cerrado, *A. ameiva* possui um ciclo reprodutivo sazonal, com reprodução durante os meses chuvosos, enquanto na Amazônia e na Caatinga a espécie se reproduz durante todo o ano (Vitt, 1982; Magnusson, 1987; Colli, 1991). O objetivo desse estudo é investigar os efeitos de variações climáticas sobre a demografia de *Ameiva ameiva*. Nós testamos a hipótese de que a elevação da temperatura do ar, decorrente de mudanças climáticas globais, promoverá um aumento nas horas de restrição de *Ameiva ameiva*, reduzindo assim suas taxas vitais e levando as populações ao declínio.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

Nós conduzimos esse estudo no Parque Municipal do Bacaba (14°43' S e 52°21' W), Nova Xavantina (Figura 1), Mato Grosso, Brasil, na porção oeste do Cerrado próximo de sua transição com a Amazônia (Abad and Marimon, 2008). Com 492 ha, o parque apresenta formações savânicas, como cerrado *sensu stricto* e cerrado rupestre, e florestais, como o cerradão e mata de galeria (Marimon and Haridasan, 2005). O clima é marcadamente sazonal, com um período seco de abril a setembro e um chuvoso de outubro a março (Nimer, 1989). A precipitação anual é de 1300 a 1500 mm e a temperatura média de 26 °C (INMET, 2016).

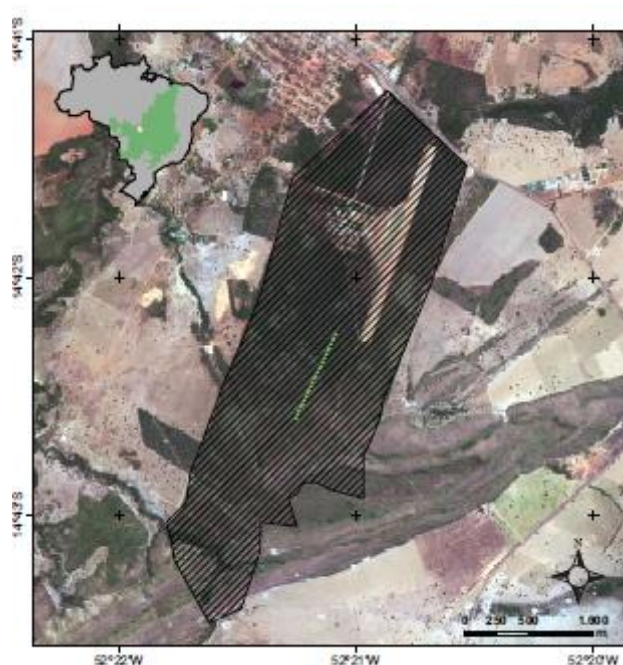


Figura 1. Área de estudo. Parque do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. A transeção linear (pontos verdes) e ao longo de um gradiente ambiental do Cerrado *sensu stricto* para o Cerradão, 25 armadilhas de interceptação e queda foram instaladas para a amostragem dos lagartos. O mapa no canto superior mostra o Cerrado (verde claro) no Brasil (cinza) e o município de Nova Xavantina (estrela branca).

2.2 Monitoramento da população

De agosto de 2015 a agosto de 2019, nós monitoramos a população de *Ameiva ameiva* com 25 armadilhas de interceptação e queda instaladas ao longo de uma transeção linear de 720 m entre o cerrado *sensu stricto* e um cerradão. Cada armadilha era formada

por quatro baldes de 35 L enterrados em forma de Y, conectados por uma cerca-guia de chapa galvanizada com 6 m de comprimento e 50 cm de altura. Nós abrimos e vistoriamos as armadilhas sete dias consecutivos a cada mês. No campo, para cada indivíduo capturado, nós registramos: o comprimento rostro-cloacal (CRC) e o comprimento da cauda, com uma régua de metal (1 mm de precisão); a massa corporal, com uma balança de mola (Pesola®, 0,1 g de precisão); e o sexo, por eversão dos hemipênis nos machos ou pela presença de ovos ou folículos vitelogênicos por apalpação do abdômen em fêmeas grávidas. Nós marcamos os lagartos capturados através do corte de falanges (Perry et al., 2011; McDiarmid et al., 2012), atribuindo um código único para cada indivíduo envolvendo no máximo duas falanges por membro e, em seguida, os soltamos próximo do local de captura. Nós consideramos o tamanho da maturidade sexual como o comprimento rostro-cloacal da menor fêmea grávida capturada.

2.3 Variáveis Ecofisiológicas

2.3.1 Desempenho térmico

A temperatura corporal e as temperaturas críticas (máxima e mínima) são variáveis fisiológicas importantes para os animais ectotérmicos, pois afetam diretamente o comportamento e a fisiologia dos indivíduos como a reprodução, a locomoção e a capacidade de forrageamento (Huey and Stevenson, 1979). Por essas razões, nós registramos as seguintes variáveis: temperatura preferencial (T_{pref}), temperatura crítica mínima (CT_{min}) e temperatura crítica máxima (CT_{max}). Para medir a T_{pref} nós usamos um gradiente térmico feito de placas de madeira reconstituída (MDF) e dividido em oito pistas (1 m x 0,2 m x 0,4 m). Em uma extremidade do gradiente colocamos lâmpadas de cerâmica, para obter uma temperatura do substrato de 45 °C, e na outra colocamos gel térmico reutilizável congelado, produzindo uma temperatura do substrato de 20 °C (Paranjpe et al., 2013). Nós registramos a temperatura corporal dos indivíduos a cada minuto durante uma hora, através de termopares (Omega Ready-Made Insulated Thermocouples, Subminiature Connector with Spool Cap # 5SC-TT-T-36-72) aderidos ao ventre dos lagartos e conectados a um registrador automático de dados (Omega 8-Channel USB Thermocouple Data Acquisition Module #TC-08). Nós consideramos a média dos registros de temperatura corporal como T_{pref} e estimamos a temperatura voluntária máxima (VT_{max}) e mínima (VT_{min}) com base nos intervalos interquartílicos de T_{pref} de cada indivíduo (Kubisch et al., 2016).

A faixa de tolerância térmica refere-se ao intervalo de desempenho fisiológico em que as atividades de um organismo são possíveis, sendo limitada pela CT_{min} e CT_{max} (Huey and Stevenson, 1979; Angilletta, 2006). Para estimar a CT_{min} e a CT_{max} nós utilizamos fontes de frio e calor artificiais para manipular a temperatura corporal (T_b) até atingir um limite crítico, quando os lagartos não retornavam à posição prona após colocados na posição supina (Clobert et al., 2000). Nesse momento, registramos a temperatura cloacal com um termômetro de bulbo de leitura rápida (L-K Industries Cloacal 0/50 C 0.2 # T-6000). Para estimar a CT_{min} , colocamos os lagartos em um recipiente plástico com gel térmico congelado dentro de uma caixa de isopor e, para estimar a CT_{max} , os colocamos em um recipiente plástico exposto a uma lâmpada suspensa de 60W. Usamos a diferença entre CT_{min} e CT_{max} para estimar a zona de tolerância térmica para a população. Todos os procedimentos foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso Animal (CEUA) da Universidade de Brasília (UnBDoc 33786/2016).

2.4 Dados microclimáticos

Durante todo o período de estudo, nós registramos a temperatura e umidade relativa do ar a cada 10 min através de coletores automáticos de dados (ONSET HOBO Pro v2 Temperature/Relative Humidity Data Logger #U23-001) instalados junto de cada armadilha. Cada HOBO foi protegido contra a chuva e luz solar direta por uma cobertura de PVC e fixado a um tubo de aço quadrado com seção de 2 x 2 cm, enterrado a 50 cm acima do solo, em um microhabitat que melhor representava um raio de 6 m em torno de cada armadilha. Posteriormente, calculamos as médias de temperatura e umidade por armadilha para cada hora do dia e, com base nessas médias, estimamos valores absolutos mensais (mínima e máxima absolutas) e o desvio padrão mensal (absoluto). Além disso, calculamos médias mensais da média, mínima, máxima e do desvio padrão diário. Desta forma, para cada mês de amostragem e para cada armadilha, obtivemos 14 variáveis microclimáticas: (1) temperatura mínima absoluta, (2) umidade mínima absoluta, (3) temperatura máxima absoluta, (4) umidade máxima absoluta, (5) desvio padrão da temperatura, (6) desvio padrão da umidade, (7) temperatura média diária, (8) umidade média diária, (9) temperatura mínima diária, (10) umidade mínima diária, (11) temperatura máxima diária, (12) umidade máxima diária, (13) desvio padrão diário da temperatura e (14) desvio padrão diário da umidade. A partir dessas variáveis foi possível examinar as condições ambientais disponíveis para os lagartos em seus habitats naturais.

2.5 Horas de Atividade

2.5.1 Método da temperatura operativa

Para determinar as condições microclimáticas experimentadas pelos lagartos na natureza, estimamos a temperatura operativa (T_{oper}) através de modelos de PVC (1,5 cm de diâmetro x 6,0 cm de comprimento), coloridos em cinza. Dentro de cada modelo colocamos um sensor de um coletor automático de dados de dois canais (ONSET HOBO Pro v2 2x External Temperature Data Logger #U23-003), programado para registrar a temperatura a cada 10 min. Nós distribuímos 24 modelos por micro-habitats comumente utilizados pelos lagartos, com diferentes níveis de exposição à luz, i.e., à sombra ou diretamente expostos à luz solar, sob troncos de árvores caídos, em buracos no solo ou em cupinzeiros, e na serapilheira). Em seguida, com base nos dados de temperatura preferencial, nós calculamos o número de horas em que a temperatura do ambiente se mantém entre o 5° e o 95° percentil ($T_{pref-90\%}$) e entre o 25° e o 75° percentil ($T_{pref-50\%}$) das temperaturas registradas no gradiente térmico. Também calculamos as margens de temperatura (superior e inferior) de $T_{pref-90\%}$ e $T_{pref-50\%}$ para determinar se os limites (frios e quentes) são melhores preditores do que toda a faixa de atividade. Nós restringimos as estimativas de horas de atividade à duração do dia através do método de Corripio (Corripio, 2003).

2.5.2 Método sinusóide

Nesse caso, empregamos a abordagem de Sinervo et al. (2010) assumindo que a temperatura corporal dos indivíduos segue a temperatura ambiental. Desta forma, o modelo simula a variação diária da temperatura do ar como uma curva senoidal que varia entre as temperaturas máximas e temperaturas mínimas diárias em uma área, obtidas através do Instituto Nacional de Meteorologia (<https://portal.inmet.gov.br>). Posteriormente, nós determinamos por quanto tempo a temperatura do ambiente está incluída em $T_{pref-90\%}$ e $T_{pref-50\%}$, para os intervalos de temperatura de campo e laboratório. Também estimamos os limites de temperatura inferior e superior de $T_{pref-90\%}$ e $T_{pref-50\%}$ para investigar se os limites (frios e quentes) são mais importantes do que toda a faixa de atividade. Nesses cálculos, também restringimos as horas de atividade ao comprimento do dia usando o método de Corripio (Corripio, 2003).

2.6 Análises Estatísticas

2.6.1 Modelo demográfico (Pradel)

Nós usamos o histórico de capturas dos indivíduos para criar modelos demográficos das probabilidades de sobrevivência (Φ), captura (p) e recrutamento (f) e, a partir delas, estimar a taxa de crescimento da populacional (λ) (Pradel, 1996). Na construção desses modelos, nós usamos as variáveis microclimáticas e ecofisiológicas acima descritas como preditores das taxas demográficas, bem como uma variável temporal aleatória. Implementamos a análise utilizando uma abordagem bayesiana por métodos de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) com o pacote R_{JAGS} (Plummer et al., 2019), que estabelece uma comunicação com o programa JAGS (Plummer, 2003) no ambiente R (R Core Team, 2020). Essa abordagem incluiu um algoritmo de seleção para determinar se as variáveis microclimáticas e ecofisiológicas possuem maior poder preditivo do que a variável temporal aleatória (O'Hara and Sillanpää, 2009). Nós também utilizamos uma implementação bayesiana do modelo de Pradel, que permite inferências sobre os eventos biológicos de amostragem (Tenan et al., 2014).

2.6.2 Modelo de sobrevivência e crescimento corporal

Usando o histórico de capturas e o tamanho do corpo (CRC) dos indivíduos, nós estimamos de maneira simultânea a sobrevivência específica por idade e o incremento no tamanho do corpo (Reinke et al., 2020). Nós implementamos uma estrutura hierárquica Bayesiana usando métodos de MCMC para combinar o modelo de curva de crescimento corporal de von Bertalanffy (Schofield et al., 2013) e funções de risco específicas para a idade, com base nos dados de captura e recaptura na presença de covariáveis. Essa abordagem nos possibilitou acessar os registros de nascimentos e mortes dos indivíduos, mesmo quando uma parte (ou mesmo todos) são desconhecidos (Colchero and Clark, 2012). O modelo de Reinke et al. (2020) diminui as incertezas das estimativas de idade usando o tamanho e crescimento de indivíduos de idade desconhecidas. Para analisar os padrões de sobrevivência específica por idade e crescimento corporal, nós construímos gráficos com uma covariável categórica independente do tempo. Utilizamos a região de equivalência prática (ROPE) e intervalos de confiança das estimativas como uma métrica dos efeitos de diferentes gráficos nas variáveis de sobrevivência (Kruschke, 2013). Nós analisamos a convergência dentro e entre as cadeias MCMC com o fator de redução de escala potencial $\hat{R}$ e consideremos que a convergência foi alcançada quando $\hat{R}$ foi menor

que 1,1 para todos os parâmetros (Gelman et al., 2014). Empregamos o modelo de mortalidade de Gompertz, que permite descrever como a mortalidade exponencial muda com a idade:

$$\mu_x = e^{(b_0 + b_1 x)},$$

onde μ_x , a taxa de mortalidade na idade x , representa a função do aumento exponencial na mortalidade com a idade, sendo responsável por fatores dependentes da idade. Dessa forma, b_1 é o parâmetro de forma de Gompertz e b_0 a mortalidade basal na idade 0 (Lewis et al., 2002). Usamos o modelo de crescimento de von Bertalanffy para estimar o tamanho corporal do indivíduo i no tempo t :

$$L_{it} = L0_i + (LI_i - L0_i)(1 - K_i^{(AFC + \Delta_{it})}),$$

onde AFC_i é a idade do indivíduo na primeira captura, e Δ_{it} é o número de meses desde a primeira captura (Schofield et al., 2013; Reinke et al., 2020). A soma desses parâmetros é a idade do indivíduo i no tempo t . O tamanho inicial na idade 0 para o indivíduo i é representado como $L0_i$, o tamanho assintótico como LI_i , e K é a taxa de crescimento. Nós implementamos essas análises com os pacotes JAGSUI e RJAGS (Plummer et al., 2019), através de três cadeias de Markov, 2.000 interações para a fase adaptativa no JAGS, 50.000 por cadeia, 20.000 interações no início da cadeia para descartar (*burn-in*) e 50 de taxa de desbaste.

2.6.3 Modelos de projeção integral

Modelos demográficos estruturados são amplamente difundidos em estudos que buscam compreender a dinâmica dos indivíduos de uma população ao longo do tempo (Gurney and Nisbet, 1998). Um modelo demográfico estruturado relaciona as flutuações populacionais com as taxas vitais dos indivíduos, pressupondo que variáveis de estados contínuos ou discretos sejam adequadas para descrever diferenças entre indivíduos que, por sua vez, afetam as taxas demográficas (Easterling et al., 2000).

Modelos de projeção matriciais apresentam estrutura simples e fornecem informações estruturadas em conjuntos discretos de classes. Os autovalores e autovetores

da matriz de projeção estimam a taxa de crescimento populacional, estrutura estável de idade ou estágio, o valor reprodutivo, as sensibilidades da taxa crescimento populacional e os efeitos nos parâmetros demográficos (Caswell, 1989; Caswell et al., 1997). No entanto, quando a projeção matricial é aplicada a uma população caracterizada por uma variável contínua (por exemplo, tamanho, idade ou massa), os indivíduos devem ser agrupados em classes. Caso o modelo tenha o número de classes reduzido, o realismo biológico será prejudicado, pois indivíduos distintos entre si serão tratados como idênticos e, dessa forma, podem alterar a dinâmica temporal da população (Crouse et al., 1987; Cochran and Ellner, 1992). Os modelos de projeção integral (IPM) são mais indicados para análises de populações estruturadas por parâmetros discretos e contínuos ao longo do tempo (Rees and Ellner, 2009). Por exemplo, em uma população estruturada por uma variável contínua, como o tamanho corporal, o IPM projeta a distribuição do tamanho no tempo t para uma nova distribuição no tempo $t + 1$:

$$\begin{aligned} n(y, t + 1) &= \int_L^U [p(x, y) + f(x, y)] n(x, t) dx \\ &= \int_L^U k(x, y) n(x, t) dx, \end{aligned}$$

onde, $p(x, y)$ é função de sobrevivência-crescimento, que descreve os indivíduos de tamanho x no tempo t que alcançam o tamanho y no tempo $t + 1$; $f(x, y)$ é a função de fecundidade, que descreve a produção de filhotes de tamanho y por progenitores de tamanho x ; e $k(x, y) = p(x, y) + f(x, y)$ é uma função de *kernel* que descreve todas as transições do tamanho x para o tamanho y . A função de sobrevivência-crescimento inclui parâmetros de sobrevivência e crescimento, de maneira que $p(x, y) = s(x) g(x, y)$, onde $s(x)$ é a probabilidade de um indivíduo de tamanho x crescer até o tamanho y . A função k pode ser dividida em duas sub-funções: P é a função que descreve as transições de sobrevivência-crescimento e F a função de fecundidade, que descreve a produção de descendentes. Para calcular k a partir de um conjunto de dados, as funções de sobrevivência e fecundidade são parametrizadas através modelos estatísticos elaborados a partir da utilização da regra de ponto médio para criar uma matriz de alta dimensão através de integração numérica.

Nós elaboramos um modelo de projeção integral (IPM) para machos e fêmeas de *A. ameiva* baseando-se no método proposto por Merow et al. (2014). Utilizamos a sobrevivência específica da idade e as funções de crescimento corporal calculadas por JAGS e transformamos para associar a sobrevivência com o tamanho corporal (SVL).

Para o modelo de fecundidade, nós usamos os dados de tamanho da ninhada e CRC de 117 fêmeas reprodutivas coletadas no Distrito Federal. Nós encontramos fêmeas com ovos e folículos vitelogênicos, o que evidencia a presença de ninhadas múltiplas para espécie (Colli, 1991). Dessa forma, para as fêmeas que apresentavam essa condição, nós repetimos o número de ovos ovidutais ou folículos vitelogênicos. Através de regressões, nós criamos *kernels* para machos e fêmeas como uma matriz com 100 células, representando as transições de tamanho dos indivíduos ao longo do tempo. Nós dividimos esses *kernels* em um *kernel* de sobrevivência/crescimento (P) e outro de fecundidade (F) (Merow et al., 2014). O *kernel* de sobrevivência/crescimento descreve a probabilidade de que um indivíduo sobreviva mais de um mês e a distribuição de probabilidades do tamanho corporal que ele pode alcançar. O *kernel* de fecundidade descreve o número de descendentes produzidos por indivíduos durante o intervalo do censo, e a distribuição dos tamanhos desses descendentes (Merow et al., 2014).

Nós utilizamos as funções de sobrevivência e fecundidade, para calcular as estimativas (betas) e covariáveis para o melhor modelo selecionado pelo JAGS. Ao desenvolver isso, nós inserimos variações ambientais e demográficas nas estimativas de sobrevivência e nas funções de fecundidade. A partir da média dos *kernels*, nós implementamos análises de elasticidade com base nos autovalores dominantes usando o pacote *popbio* (Stubben and Milligan, 2007).

3. Resultados

3.1 Modelo demográfico (Pradel)

Os parâmetros demográficos não foram restringidos de forma significativa pelas variáveis climáticas (Tabela 1). O efeito temporal aleatório foi o único preditor de importância, sendo compartilhado pelos parâmetros de sobrevivência (Φ), captura (p) e recrutamento (f) (Figura 2). Os parâmetros demográficos monitorados apresentaram padrões regulares ao longo dos anos: a probabilidade de sobrevivência atingiu o pico durante os meses de seca (junho a setembro) e caiu nos meses de chuva (novembro a fevereiro); a probabilidade de captura atingiu o pico no fim da estação chuvosa para o início da estação seca (outubro); o recrutamento atingiu os maiores picos durante o período chuvoso (janeiro a março), além de pequenos picos nos meses de agosto e setembro (Figura 2). Ao longo do período de estudo, a média geométrica da taxa de

crescimento populacional foi de 1.026, ou seja, com leve tendência de crescimento (Tabela 2).

Tabela 1. Análise demográfica de *Ameiva ameiva*, em Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil, de agosto de 2015 a agosto de 2019. Os valores mostram as estimativas dos parâmetros demográficos e coeficientes dos melhores modelos de Pradel. Os valores indicam a média ($\bar{X}$), desvio padrão (σ) e o fator de redução de escala potencial ($\hat{R}$).

Parâmetros	$\bar{X}$	σ	$\hat{R}$
Probabilidade de sobrevivência (ϕ)			
Insolação	0,204	0,403	1,012
Precipitação	0,207	0,406	1,009
Performance locomotora	0,246	0,431	0,995
Hora de atividade_50	0,168	0,375	1,018
Hora de atividade_90	0,214	0,411	1,005
Comprimento do dia	0,179	0,384	0,998
Hora de atividade operativa_50	0,204	0,403	1,010
Hora de atividade operativa_90	0,439	0,497	1,000
temperatura média diária	0,151	0,359	1,006
Umidade média diária	0,351	0,478	1,011
Desvio padrão da temperatura	0,614	0,488	1,009
Desvio padrão da umidade	0,196	0,398	0,999
Recrutamento per capita (f)			
Insolação	0,175	0,381	1,009
Precipitação	0,225	0,418	0,997
Performance locomotora	0,189	0,393	1,000
Hora de atividade_50	0,158	0,365	0,996
Hora de atividade_90	0,189	0,393	1,025

Comprimento do dia	0,193	0,395	1,002
Hora de atividade operativa_50	0,204	0,403	0,996
Hora de atividade operativa_90	0,214	0,411	0,998
temperatura média diária	0,232	0,423	0,996
Umidade média diária	0,165	0,372	0,997
Desvio padrão da temperatura	0,211	0,408	1,028
Desvio padrão da umidade	0,161	0,369	1,036

Probabilidade de captura (p)

Insolação	0,189	0,393	1,005
Precipitação	0,221	0,416	1,011
Performance locomotora	0,337	0,473	0,996
Hora de atividade_50	0,326	0,470	1,032
Hora de atividade_90	0,207	0,406	0,995
Comprimento do dia	0,228	0,420	1,038
Hora de atividade operativa_50	0,228	0,420	0,998
Hora de atividade operativa_90	0,495	0,501	0,995
Temperatura média diária	0,309	0,463	1,018
Umidade média diária	0,263	0,441	1,005
Desvio padrão da temperatura	0,147	0,355	0,998
Desvio padrão da umidade	0,168	0,375	0,998

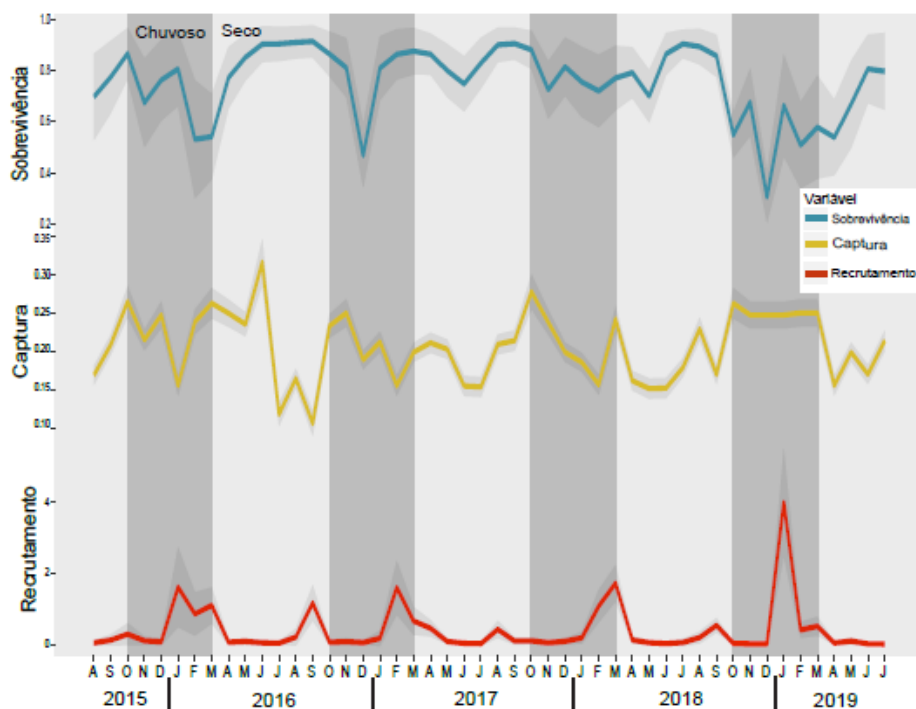


Figura 2. Estimativas médias do modelo de Pradel de sobrevivência aparente, captura e taxas de recrutamento de *Ameiva ameiva* em Nova Xavantina, de 2015 a 2019.

Tabela 2. Médias anuais e totais (geométrica para λ e aritmética para os demais) dos cálculos mensais dos parâmetros do modelo demográfico de *Ameiva ameiva*, Nova Xavantina, Brasil, de agosto 2015 a agosto de 2019. Sendo apresentadas a probabilidade de sobrevivência (Φ), probabilidade de captura (p), recrutamento per capita (f) e crescimento populacional finito (λ).

Anos	Φ	p	f	λ
2015	0,753	0,221	0,129	0,872
2016	0,772	0,210	0,447	1,119
2017	0,833	0,202	0,316	1,084
2018	0,731	0,199	0,338	0,943
2019	0,650	0,212	0,724	1,047
Total	0,757	0,206	0,394	1,026

3.2 Expectativa de vida e sobrevivência específica por tamanho

A convergência das corridas MCMC indicou que elas foram bem-sucedidas, com uma redução da escala potencial máxima de $\hat{R} = 1.12$ para a taxa de crescimento corporal (K) de fêmeas (Tabela 3). A taxa de crescimento por idade aumentou de forma significativa para as fêmeas, que atingem o tamanho assintótico e a maturidade sexual durante os primeiros meses de vida (Figura 3). No entanto, machos alcançam tamanhos corporais maiores quando comparado às fêmeas em idades mais avançadas. As taxas de sobrevivência acumuladas por tamanho apontam que as fêmeas apresentam maiores probabilidades de sobrevivência, quando analisadas em relação aos indivíduos machos de *Ameiva ameiva* (Figura 3). A expectativa de vida máxima para os machos variou entre 77 e 164 meses, sendo que para as fêmeas as estimativas variaram entre 18 e 38 meses, considerando o desvio padrão do tamanho assintótico.

Tabela 3. Estimativas médias dos parâmetros de *Ameiva ameiva*, Nova Xavantina, Brasil, de agosto 2015 a agosto de 2019. L_i representa tamanho assintótico, K é a taxa de crescimento, β_0 é a interseção, β_1 é a mortalidade e $\hat{R}$ é o fator de redução de escala potencial.

Parâmetros	Estimativas		$\hat{R}$	
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
Crescimento				
L_I	194.99	147.01	1.01	1.02
Logit (K)	3.09	1.61	1.06	1.12
Senescência				
β_0	-1.17	-2.12	1.03	1.01
β_1	0.02	0.03	1.01	1.01

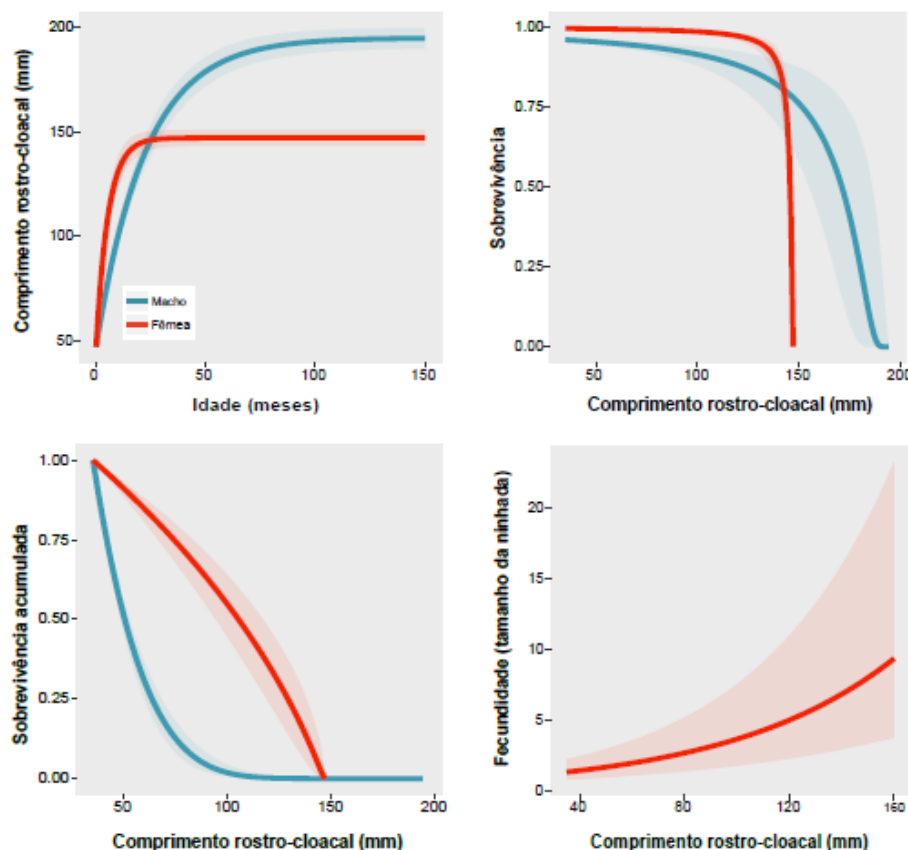


Figura 3. Crescimento, sobrevivência, sobrevivência acumulada específica por tamanho média estimada (canto inferior esquerdo) e fecundidade (canto inferior direito). As fêmeas são mostradas em vermelho e machos em azul. As áreas sombreadas compreendem o intervalo de confiança para lagartos *Ameiva ameiva* na região de transição Cerrado-Amazônia, de 2015 a 2019. A fecundidade foi baseada em amostras obtidas da região do Distrito Federal.

3.3 Análise de viabilidade populacional

Os modelos de projeção integral (IPMs) descrevem e quantificam a probabilidade de sobrevivência, a taxa de crescimento corporal e a fecundidade ao longo desenvolvimento do indivíduo. Com base nas estimativas de elasticidade, a sobrevivência e o crescimento corporal contribuem com mais de 80% para o crescimento populacional, enquanto a fecundidade contribui com menos de 20%. Os cálculos de elasticidade também apontam que a fecundidade de fêmeas com maiores tamanhos corporais contribui mais para o crescimento populacional (Figura 4). No entanto, os parâmetros mais críticos para a taxa de crescimento populacional são a sobrevivência e o crescimento de indivíduos jovens (entre 40 e 60 mm de CRC em machos, e entre 50 e 70 mm em fêmeas, Figura 5). A sobrevivência e crescimento de fêmeas que alcançaram a maturidade sexual

(maior que 90 mm) também são parâmetros essenciais para o crescimento populacional. Os IPMs indicaram uma taxa de crescimento populacional de longo prazo de 1.197.

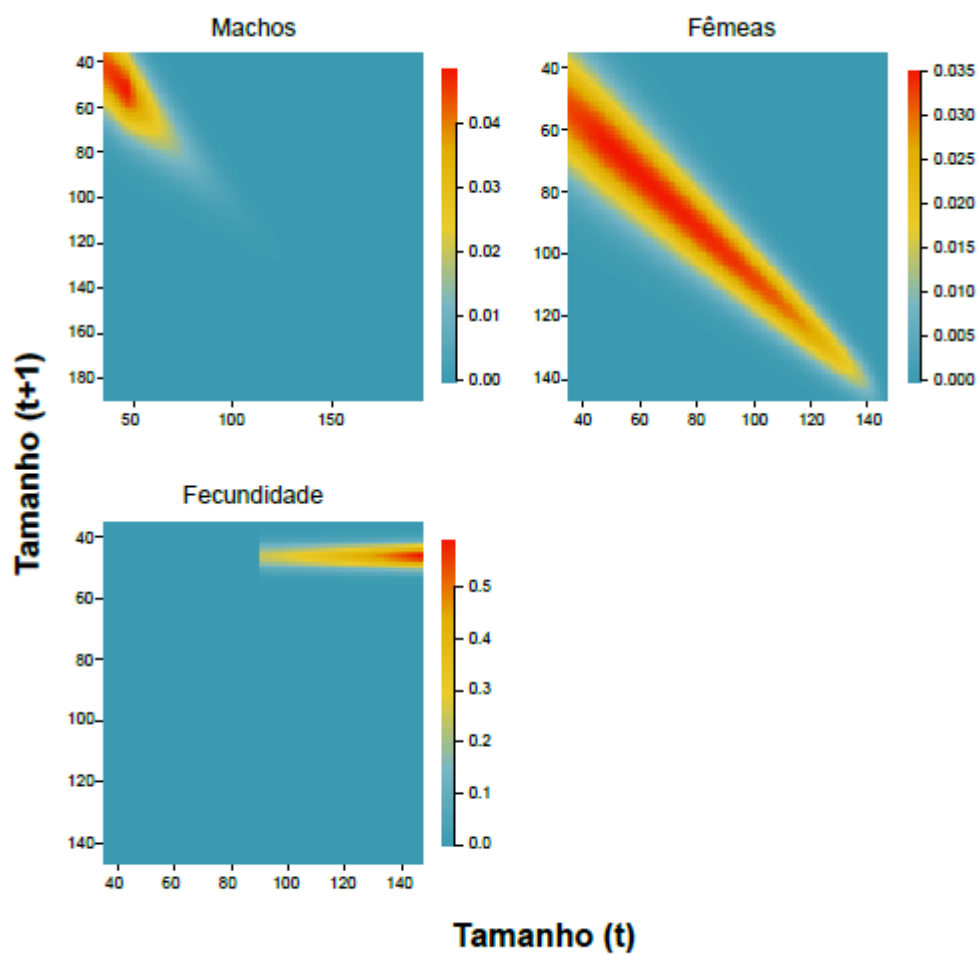


Figura 4. Kernel de fecundidade para *Ameiva ameiva* no Parque municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

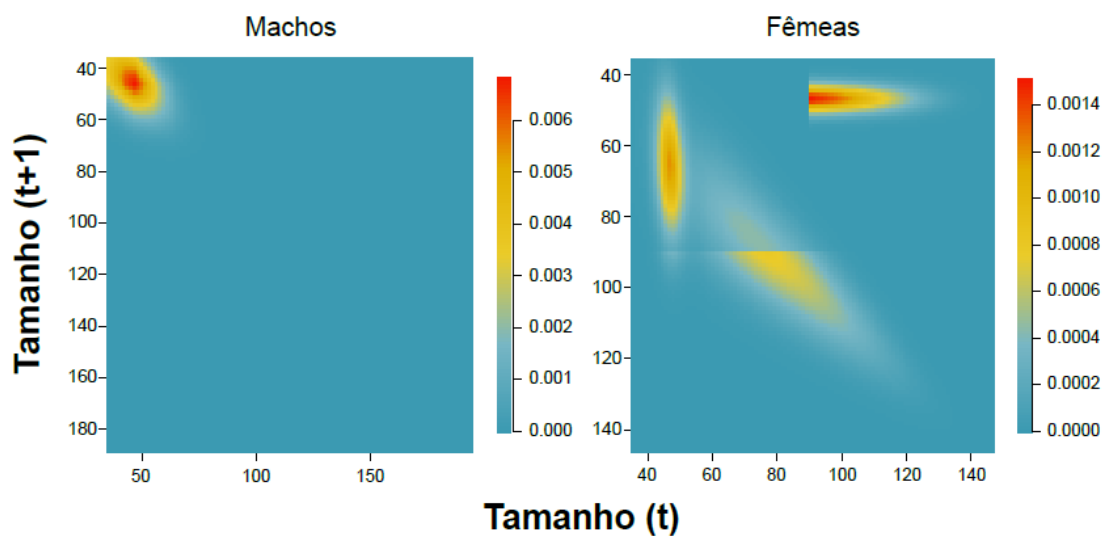


Figura 5. *Kernels* de probabilidade de sobrevivência/crescimento e elasticidade para indivíduos machos e fêmeas de *Ameiva ameiva* no Parque municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

4. DISCUSSÃO

Analizamos os efeitos das mudanças do clima sobre a demografia do lagarto *Ameiva ameiva* utilizando modelos de projeção integral. Além disso, nós implementamos modelos hierárquicos bayesianos, incorporando variações temporais aleatórias, além de variáveis climáticas e ecofisiológicas sobre os parâmetros demográficos. Nossos resultados também incorporam taxas vitais específicas por tamanho, o que favorece o entendimento sobre a dinâmica populacional e a resiliência dos organismos às variações climáticas. A variação regular na sobrevivência, a expectativa de vida (77–164 meses para machos e 18–38 meses para fêmeas) e as altas temperaturas preferenciais indicam que, na área de estudo, *Ameiva ameiva* provavelmente não sofrerá efeitos importantes no tamanho populacional devido às mudanças climáticas globais. Também verificamos que suas taxas vitais são mais responsivas às variações temporais aleatórias, indicando que, além da precipitação e temperatura, outros fatores podem estar atuando sobre as taxas demográficas de ectotérmicos em áreas tropicais.

O ciclo de vida de *Ameiva ameiva* na área de estudo segue a marcante sazonalidade climática característica do Cerrado, com variações cíclicas na estrutura etária e no aparecimento de indivíduos jovens. A alta previsibilidade do clima também governa o ciclo reprodutivo de *A. ameiva* em áreas do centro do Cerrado (Colli, 1991; Vitt, 1991) e savanas amazônicas (Magnusson, 1987), diferentemente da Caatinga onde a espécie se reproduz durante todos os meses do ano (Vitt, 1982). Outras espécies de lagartos, como aquelas do gênero *Tropidurus*, também apresentam reprodução sazonal, seja durante o período seco como *T. hispidus* (Vitt and Goldberg, 1983), seja no período chuvoso, como *T. itambere* (Van Sluys, 1993) e *T. torquatus* (Wiederhecker et al., 2002). No geral, esses achados são aparentemente relacionados com a disponibilidade de recursos alimentares, temperatura, interações entre espécies e adaptações locais e fisiológicas (Colli, 1991; Shine, 2005; Warner and Shine, 2007).

As taxas de sobrevivência variam regularmente ao longo de cada ano, apresentando valores mais baixos após os picos de recrutamento, provavelmente devido à alta mortalidade de juvenis, e alcançando valores mais altos no período seco. No entanto, durante o período seco, quando as máximas ambientais (e.g., temperaturas e

insolação) são mais elevadas, a população é dominada por indivíduos mais jovens e apresenta maiores taxas de capturas. Essas respostas estão provavelmente relacionadas à maior movimentação de indivíduos jovens, o que indica uma compensação entre a sobrevivência e a atividade em *Ameiva ameiva*. No período chuvoso, quando ocorre a reprodução, com aumento das atividades reprodutivas de machos e fêmeas, os indivíduos tendem a ficar mais expostos a predadores. A alta atividade no fim deste período coincide com aparecimento de juvenis e com picos na abundância de artrópodes (por exemplo, cupins e larvas de coleópteros) que formam a base da dieta de *Ameiva ameiva* (Vitt and Colli, 1994). Isso indica a influência de fatores associados à sobre a reprodução e a sobrevivência dessa espécie.

Os modelos estruturados por tamanho (IPMs) auxiliaram na compreensão da estrutura por trás das variações demográficas. A análise de elasticidade apontou que a sobrevivência e o crescimento de indivíduos jovens (40–60 mm de CRC em machos e 50–70 mm em fêmeas) e também fêmeas que alcançam a maturidade sexual (> 90 mm) são essenciais para o crescimento da população. Esses resultados mostram uma relação entre o tamanho corporal e a sobrevivência de indivíduos (Stearns, 1976), sendo que os indivíduos que alcançam a maturidade sexual mais cedo podem ter menor sobrevivência e, possivelmente, contribuir menos para as taxas de recrutamento populacional (Bestion et al., 2015). O crescimento acelerado dos machos está relacionado com um maior tamanho assintótico e menor sobrevivência, o que pode estar relacionado com o uso do microhabitat, competição e o conjunto de predadores (Vitt, 2000), tendo em vista que indivíduos maiores são mais facilmente encontrados por predadores. As fêmeas apresentaram menor tamanho assintótico, mas uma maior sobrevivência comparado aos machos, o que pode ser devido à estratégia de evasão de predadores, tendo em vista que durante o período reprodutivo as fêmeas grávidas ficam mais lentas, e se tornam mais suscetíveis a predação. Dessa forma, esse comportamento favorece a sobrevivência e sucesso reprodutivo da população. Por exemplo, Lapiedra et al. (2018) investigaram se a seleção natural na variação interindividual no comportamento pode atuar de maneira diferente entre os sexos. Os achados ressaltam que, em ilhas sem a presença de predadores, a seleção natural beneficiou as fêmeas que levaram menos tempo para iniciar a exploração (fase de experimentação antes da liberação). Em ilhas com a presença de predadores, as fêmeas que passavam menos tempo no solo apresentavam maior probabilidade de sobrevivência (Lapiedra et al., 2018). O comportamento não foi significativo para a sobrevivência dos machos. Os modelos de projeção integral permitem

a caracterização da história de vida de um organismo, além de entender de maneira mais aprofundada sua relação com escalas espaciais maiores e as implicações ao longo do tempo (Merow et al., 2014).

À medida que o clima e os padrões de precipitação e temperatura se tornam mais imprevisíveis (Cabrelli et al., 2014; Chambers et al., 2014) e os declínios populacionais mais evidentes devido a ações antrópicas, é esperado que as populações sofram com colapsos populacionais que podem causar extinção local (Sinervo, 2010). No entanto, se os padrões identificados aqui se repetem para outras populações de áreas de Cerrado, espécies generalistas e resistentes a pressões antrópicas como o lagarto *Ameiva ameiva* podem se beneficiar do aumento da temperaturas. Além disso, os nossos resultados contribuem para o entendimento da história de vida em função do tamanho corporal. Desta forma, intensificar trabalhos que buscam prever as respostas das espécies às mudanças climáticas e uso da terra são fundamentais, para compreender os impactos dessas alterações em curso e também para auxiliar na decisão e estratégias de conservação da biodiversidade.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABAD, J. C. S., AND B. S. MARIMON. 2008. Caracterização e diagnóstico ambiental do Parque Municipal do Bacaba (Nova Xavantina, MT). Pp. 23-56 in J. E. Santos and C. Galbiati (Eds.), *Gestão e Educação Ambiental: Água, Biodiversidade e Cultura*. Rima, São Carlos, SP.
- ANGILLETTA, M. J., JR. 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology* 31:541-545.
- ANGILLETTA, M. J., JR., R. B. HUEY, AND M. R. FRAZIER. 2009. Thermodynamic effects on organismal performance: Is hotter better? *Physiological and Biochemical Zoology* 83:197-206.
- ANGILLETTA, M. J., JR., P. H. NIEWIAROWSKI, AND C. A. NAVAS. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249-268.

- BELLARD, C., C. BERTELSMEIER, P. LEADLEY, W. THUILLER, AND F. COURCHAMP. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15:365-377.
- BESTION, E., A. TEYSSIER, M. RICHARD, J. CLOBERT, AND J. COTE. 2015. Live fast, die young: experimental evidence of population extinction risk due to climate change. *PLoS Biol* 13:e1002281.
- BOOTH, D. T. 2017. Influence of incubation temperature on sea turtle hatchling quality. *Integrative zoology* 12:352-360.
- BOOTH, D. T. 2018. Incubation temperature induced phenotypic plasticity in oviparous reptiles: Where to next? *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* 329:343-350.
- CABRELLI, A. L., A. J. STOW, AND L. HUGHES. 2014. A framework for assessing the vulnerability of species to climate change: a case study of the Australian elapid snakes. *Biodiversity and Conservation* 23:3019-3034.
- CASWELL, H. 1989. Analysis of life table response experiments I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling* 46:221-237.
- CASWELL, H., R. M. NISBET, A. M. DE ROOS, AND S. TULJAPURKAR. 1997. Structured-population models: many methods, a few basic concepts. Pp. 3-17 in, *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Springer.
- CAVALLO, C., T. DEMPSTER, M. R. KEARNEY, E. KELLY, D. BOOTH, K. M. HADDEN, AND T. S. JESSOP. 2015. Predicting climate warming effects on green turtle hatchling viability and dispersal performance. *Functional Ecology* 29:768-778.
- CHAMBERS, L. E., L. J. BEAUMONT, AND I. L. HUDSON. 2014. Continental scale analysis of bird migration timing: influences of climate and life history traits—a

- generalized mixture model clustering and discriminant approach. *International Journal of Biometeorology* 58:1147-1162.
- CLOBERT, J., A. OPPLIGER, G. SORCI, B. ERNANDE, J. G. SWALLOW, AND T. GARLAND. 2000. Trade-offs in phenotypic traits: endurance at birth, growth, survival, predation and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology* 14:675-684.
- COCHRAN, M. E., AND S. ELLNER. 1992. Simple Methods for Calculating Age-Based Life History Parameters for Stage-Structured Populations: Ecological Archives M062-002. *Ecological monographs* 62:345-364.
- COLCHERO, F., AND J. S. CLARK. 2012. Bayesian inference on age-specific survival for censored and truncated data. *Journal of Animal Ecology* 81:139-149.
- COLLI, G. R. 1991. Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the cerrado of central Brazil. *Copeia* 1991:1002-1012.
- CORRIPIO, J. G. 2003. Vectorial algebra algorithms for calculating terrain parameters from DEMs and solar radiation modelling in mountainous terrain. *International Journal of Geographical Information Science* 17:1-23.
- CROUSE, D. T., L. B. CROWDER, AND H. CASWELL. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412-1423.
- DEUTSCH, C. A., J. J. TEWKSBURY, R. B. HUEY, K. S. SHELDON, C. K. GHALAMBOR, D. C. HAAK, AND P. R. MARTIN. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:6668-6672.
- DIELE-VIEGAS, L. M., L. J. VITT, B. SINERVO, G. R. COLLI, F. P. WERNECK, D. B. MILES, W. E. MAGNUSSON, J. C. SANTOS, C. M. SETTE, G. H. O. CAETANO, E. PONTES,

- AND T. C. S. AVILA-PIRES. 2018. Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PLoS ONE* 13:1-23.
- DIELE-VIEGAS, L. M., F. P. WERNECK, AND C. F. D. ROCHA. 2019. Climate change effects on population dynamics of three species of Amazonian lizards. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 236:110530.
- EASTERLING, M. R., S. P. ELLNER, AND P. M. DIXON. 2000. Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model. *Ecology* 81:694-708.
- FORREST, J., AND A. J. MILLER-RUSHING. 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365:3101-3112.
- GAMELON, M., V. GRØTAN, A. L. K. NILSSON, S. ENGEN, J. W. HURRELL, K. JERSTAD, A. S. PHILLIPS, O. W. RØSTAD, T. SLAGSVOLD, AND B. WALSENG. 2017. Interactions between demography and environmental effects are important determinants of population dynamics. *Science advances* 3:e1602298.
- GELMAN, A., J. B. CARLIN, H. S. STERN, AND D. B. RUBIN. 2014. *Bayesian data analysis* (Vol. 2). Boca Raton, FL: Chapman.
- GURNEY, W., AND R. M. NISBET. 1998. *Ecological dynamics*. Oxford University Press.
- HUEY, R. B., C. A. DEUTSCH, J. J. TEWKSBURY, L. J. VITT, P. E. HERTZ, H. J. ÁLVAREZ PÉREZ, AND T. GARLAND JR. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1939-1948.
- HUEY, R. B., M. R. KEARNEY, A. KROCKENBERGER, J. A. M. HOLTUM, M. JESS, AND S. E. WILLIAMS. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles

- of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:1665-1679.
- HUEY, R. B., AND R. D. STEVENSON. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist* 19:357-366.
- INMET. 2016. Parâmetros diários da Estação Meteorológica de Nova Xavantina. Vol. 2014. Instituto Nacional de Meteorologia, Brazil.
- JENOUVRIER, S., H. CASWELL, C. BARBRAUD, M. HOLLAND, J. STRÆVE, AND H. WEIMERSKIRCH. 2009. Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:1844-1847.
- KRUSCHKE, J. K. 2013. Bayesian estimation supersedes the t test. *Journal of Experimental Psychology: General* 142:573.
- KUBISCH, E. L., V. CORBALÁN, N. R. IBARGÜENGOYTÍA, AND B. SINERVO. 2016. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology* 94:49-59.
- LAPIEDRA, O., T. W. SCHOENER, M. LEAL, J. B. LOSOS, AND J. J. KOLBE. 2018. Predator-driven natural selection on risk-taking behavior in anole lizards. *Science* 360:1017-1020.
- LELIEVRE, H., M. LE HÉNANFF, G. BLOUIN-DEMERS, G. NAULLEAU, AND O. LOURDAIS. 2010. Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure. *Journal of Comparative Physiology B* 180:415-425.
- LEWIS, R. M., G. C. EMMANS, AND G. SIMM. 2002. A description of the growth of sheep and its genetic analysis.
- MAGNUSSON, W. E. 1987. Reproductive cycles of Teiid lizards in Amazonian Savanna. *Journal of Herpetology* 21:307-316.

- MARIMON, B. H., JR., AND M. HARIDASAN. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 19:913-926.
- MCDIARMID, R. W., M. S. FOSTER, C. GUYER, N. CHERNOFF, AND J. W. GIBBONS. 2012. Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring. Univ of California Press.
- MEROW, C., J. P. DAHLGREN, C. J. E. METCALF, D. Z. CHILDS, M. E. K. EVANS, E. JONGEJANS, S. RECORD, M. REES, R. SALGUERO-GOMEZ, AND S. M. MCMAHON. 2014. Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution* 5:99-110.
- NIMER, E. 1989. Climatologia do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE.
- O'HARA, R. B., AND M. J. SILLANPÄÄ. 2009. A review of Bayesian variable selection methods: what, how and which. *Bayesian analysis* 4:85-117.
- PARANJPE, D. A., E. BASTIAANS, A. PATTEN, R. D. COOPER, AND B. SINERVO. 2013. Evidence of maternal effects on temperature preference in side-blotched lizards: Implications for evolutionary response to climate change. *Ecology and evolution* 3:1977-1991.
- PERRY, G., M. C. WALLACE, D. PERRY, H. CURZER, AND P. MUHLBERGER. 2011. Toe clipping of amphibians and reptiles: science, ethics, and the law. *Journal of Herpetology* 45:547-555.
- PIANTONI, C., C. A. NAVAS, AND N. R. IBARGUENGOYTIA. 2019. A real tale of Godzilla: Impact of climate warming on the growth of a lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* 126:768-782.

- PLUMMER, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling, p. 1-10. *In*: Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing. Vol. 124. Vienna, Austria.
- PLUMMER, M., A. STUKALOV, AND M. DENWOOD. 2019. Package ‘rjags’.
- PRADEL, R. 1996. Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*:703-709.
- Author. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.
- REES, M., AND S. P. ELLNER. 2009. Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs* 79:575-594.
- REINKE, B. A., L. HOEKSTRA, A. M. BRONIKOWSKI, F. J. JANZEN, AND D. MILLER. 2020. Joint estimation of growth and survival from mark–recapture data to improve estimates of senescence in wild populations. *Ecology* 101:e02877.
- SARTORIUS, S. S., L. J. VITT, AND G. R. COLLI. 1999. Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation* 90:91-101.
- SCHOFIELD, M. R., R. J. BARKER, AND P. TAYLOR. 2013. Modeling individual specific fish length from capture–recapture data using the von Bertalanffy growth curve. *Biometrics* 69:1012-1021.
- SCHWARTZ, A., AND R. W. HENDERSON. 1991. *Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions, and natural history*. University Press of Florida.
- SHINE, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23-46.

- SILVA, T. F., B. F. E. ANDRADE, R. TEIXEIRA, AND M. GIOVANELLI. 2003. Ecologia de *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) na Restinga de Guriri, São Mateus, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 15:5-15.
- SINERVO, B. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches *Science* 328:1354-1354.
- SINERVO, B., D. B. MILES, Y. WU, F. R. MENDEZ-DE LA CRUZ, S. KIRCHHOF, AND Y. QI. 2018. Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the QinghaiTibetan Plateau. *Integrative Zoology* 13:450-470.
- SOMERO, G. N. 2011. Comparative physiology: a “crystal ball” for predicting consequences of global change. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 301:R1-R14.
- STEARNS, S. C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51:3-47.
- STENSETH, N. C., A. MYSTERUD, G. OTTERSEN, J. W. HURRELL, K. S. CHAN, AND M. LIMA. 2018. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297.
- STOCKER, T. F., D. QIN, G.-K. PLATTNER, M. TIGNOR, S. K. ALLEN, J. BOSCHUNG, A. NAUELS, Y. XIA, V. BEX, AND P. MIDGLEY. 2013. *Climate change 2013: The physical science basis*. Cambridge University Press Cambridge.
- STRUELENS, Q., F. REBAUDO, R. QUISPE, AND O. DANGLES. 2018. Thermal pace-of-life strategies improve phenological predictions in ectotherms. *Scientific Reports* 8.
- STUBBEN, C., AND B. G. MILLIGAN. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22:1-23.

- TENAN, S., R. PRADEL, G. TAVECCHIA, J. M. IGUAL, A. SANZ-AGUILAR, M. GENOVART, AND D. ORO. 2014. Hierarchical modelling of population growth rate from individual capture–recapture data. *Methods in Ecology and Evolution* 5:606-614.
- TOWNSEND, C. R., M. BEGON, AND J. L. HARPER. 2010. *Fundamentos em Ecologia*. Artmed Editora.
- VAN SLUYS, M. 1993. Food habits of the lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 27:347-351.
- VANZOLINI, P. E. 1972. Miscellaneous notes on the ecology of some Brazilian lizards (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia* 26:83-115.
- VANZOLINI, P. E., A. M. M. RAMOS-COSTA, AND L. J. VITT. 1980. *Répteis das caatingas*. Academia Brasileira de Ciências.
- VISSER, M. E., L. J. M. HOLLEMAN, AND P. GIENAPP. 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147:164-172.
- VITT, L. J. 1982. Reproductive tactics of *Ameiva ameiva* (Lacertilia, Teiidae) in a seasonally fluctuating tropical habitat. *Canadian Journal of Zoology* 60:3113-3120.
- VITT, L. J. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology* 25:79-90.
- VITT, L. J. 2000. Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics. *Herpetological Monographs* 14:388-400.
- VITT, L. J., AND G. R. COLLI. 1994. Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 72:1986-2008.

- VITT, L. J., AND S. R. GOLDBERG. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia* 1983:131-141.
- WADGYMAR, S. M., J. E. OGILVIE, D. W. INOUE, A. E. WEIS, AND J. T. ANDERSON. 2018. Phenological responses to multiple environmental drivers under climate change: insights from a long-term observational study and a manipulative field experiment. *New Phytologist* 218:517-529.
- WARNER, D. A., AND R. SHINE. 2007. Fitness of juvenile lizards depends on seasonal timing of hatching, not offspring body size. *Oecologia* 154:65-73.
- WIEDERHECKER, H. C., A. C. S. PINTO, AND G. R. COLLI. 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of central Brazil. *Journal of Herpetology* 36:82-91.