



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



LUIZ ANTÔNIO GONZAGA DE LIMA

DETERMINANTES DE PADRÕES ESPACIAIS, AMBIENTAIS E EVOLUTIVOS DAS
LACUNAS HUTCHINSONIANAS DE SERPENTES (SQUAMATA: SERPENTES)

SÃO CRISTÓVÃO-SE

2026

LUIZ ANTÔNIO GONZAGA DE LIMA

DETERMINANTES DE PADRÕES ESPACIAIS, AMBIENTAIS E EVOLUTIVOS DAS
LACUNAS HUTCHINSONIANAS DE SERPENTES (SQUAMATA: SERPENTES)

Defesa de Mestrado apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
(PPEC), da Universidade Federal de Sergipe,
como requisito final para a obtenção do título
de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sidney Feitosa Gouveia

SÃO CRISTÓVÃO-SE

2026

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, ao Prof. Dr. Sidney Feitosa Gouveia, pela oportunidade, novamente, de integrar sua equipe de pesquisa, pela orientação. Aproveito também para agradecer ao Prof. Dr. Pablo Ariel Martinez, por todo apoio e incentivo desde o início da minha carreira acadêmica e pelas oportunidades acadêmicas e profissionais que contribuíram significativamente para minha formação.

A Dr. Levi Carina Terribile e ao Dr. Thadeu Sobral de Souza, agradeço pelas valiosas sugestões, contribuições e discussões, que enriqueceram este trabalho e foram fundamentais para a sua construção.

À minha companheira, Tuany Siqueira Silva, agradeço pelo apoio, companheirismo e momentos compartilhados durante essa trajetória.

Aos meus amigos Jonathas Chaves Silveira e Thaís de Andrade Moura, agradeço pela amizade, pelo companheirismo, pela colaboração e pelas valiosas discussões ao longo dessa trajetória, bem como pelos momentos de descontração.

À minha família, especialmente aos meus pais, Antônio e Noêmia, expresso minha profunda gratidão pelo amor, apoio e incentivo incondicionais. Aos meus irmãos, Patrício e Marcos, agradeço pela união e pelo apoio constante.

Aos integrantes do PIBILAB, agradeço pelo companheirismo, pelas trocas de conhecimento e pelas discussões enriquecedoras que contribuíram para meu crescimento acadêmico e pessoal.

Por fim, agradeço a CAPES e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro, fundamental para a realização de parte desta trajetória acadêmica.

RESUMO

O conhecimento sobre as diferentes dimensões da biodiversidade é marcado por lacunas e vieses que afetam desigualmente a disponibilidade de dados, sendo fortemente influenciado por fatores geográficos, históricos e filogenéticos. Entre essas lacunas, destaca-se a lacuna Hutchinsoniana, relacionada ao desconhecimento dos limites de tolerância a fatores abióticos, apresenta importância no cenário de rápidas mudanças climáticas, visto que a ausência de informações sobre tolerância térmica compromete a compreensão da vulnerabilidade, persistência e distribuição futura das espécies. Neste estudo, investigamos a magnitude da lacuna Hutchinsoniana associada aos atributos de biologia térmica das serpentes, avaliando a distribuição e os vieses do conhecimento nos espaços geográfico, filogenético e climático. Para isso, integramos dados de biologia térmica provenientes da literatura com análises espaciais, filogenéticas e ambientais. Compilamos informações morfológicas, fisiológicas e climáticas a partir de bases globais e de uma revisão sistemática, incluindo dados sobre tolerância térmica, evapotranspiração e nicho climático sob condições atuais e cenários futuros. A representatividade do conhecimento foi avaliada por meio de testes de sobreposição de nicho, análises de autocorrelação espacial e do índice de agregação filogenética (NRI), além da análise de mudanças nas condições climáticas até 2100 sob o cenário SSP585. Nossos resultados demonstram que o conhecimento sobre a biologia térmica das serpentes é limitado, fortemente enviesado e estruturado nos espaços filogenético, ambiental e geográfico, caracterizando uma lacuna Hutchinsoniana multifacetada. Os dados concentram-se em poucos clados e regiões temperadas, representando de forma incompleta o nicho climático do grupo, especialmente para atributos associados à tolerância térmica mínima e ao balanço hídrico. Esse padrão resulta em extensas porções do espaço climático, sobretudo tropicais, sistematicamente sub-representadas. A projeção de cenários climáticos futuros indica rearranjos e o surgimento de condições não análogas, ampliando as incertezas e limitando inferências ecológicas e previsões realistas sobre as respostas das serpentes às mudanças climáticas globais.

Palavras-chaves: Atributos funcionais, macrofisiologia, déficits de conhecimento, macroecologia, nicho climático.

ABSTRACT

Knowledge of the different dimensions of biodiversity is marked by gaps and biases that unevenly affect data availability, being strongly influenced by geographic, historical, and phylogenetic factors. Among these gaps, the Hutchinsonian shortfall—related to the lack of knowledge about tolerance limits to abiotic factors—stands out as particularly relevant in the context of rapid climate change, since the absence of information on thermal tolerance compromises our understanding of species vulnerability, persistence, and future distributions. In this study, we investigated the magnitude of the Hutchinsonian shortfall associated with thermal biology traits of snakes, assessing the distribution and biases of available knowledge across geographic, phylogenetic, and climatic spaces. To this end, we integrated thermal biology data from the literature with spatial, phylogenetic, and environmental analyses. We compiled morphological, physiological, and climatic information from global databases and a systematic review, including data on thermal tolerance, evapotranspiration, and climatic niche under current conditions and future scenarios. Knowledge representativeness was evaluated using niche overlap tests, spatial autocorrelation analyses, and the phylogenetic aggregation index (NRI), in addition to analyses of changes in climatic conditions projected until 2100 under the SSP585 scenario. Our results demonstrate that knowledge of snake thermal biology is limited, strongly biased, and structured across phylogenetic, environmental, and geographic spaces, characterizing a multifaceted Hutchinsonian shortfall. Data are concentrated in a few clades and temperate regions, incompletely representing the group's climatic niche, particularly for traits associated with minimum thermal tolerance and water balance. This pattern results in extensive portions of climatic space—especially in tropical regions—being systematically underrepresented. Projections of future climate scenarios indicate climatic rearrangements and the emergence of non-analog conditions, increasing uncertainty and limiting ecological inferences and realistic predictions about snake responses to global climate change.

Keywords: Functional traits, macrophysiology, biodiversity shortfalls, macroecology, climatic niche.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	6
1.1	OBJETIVOS.....	12
1.1.1	<i>Objetivo geral</i>	12
1.1.1.1	Objetivos específicos.....	12
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	13
2.1	AQUISIÇÃO DE DADOS.....	13
2.2	MODELO CONJUNTO DE VARIÁVEIS DO FUTURO.....	15
2.3	TESTE DE CORRESPONDÊNCIA GEOGRÁFICA E AMBIENTAL ENTRE OS GRUPOS DE SERPENTES.....	ERRO!
INDICADOR NÃO DEFINIDO.		
2.4	ÍNDICE DE AGREGAÇÃO FILOGENÉTICA.....	17
2.5	ANÁLISE DE SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS ECOLÓGICO.....	ERRO! INDICADOR NÃO DEFINIDO.
2.6	ANÁLISE DE AUTOCORRELAÇÃO ESPACIAL DE MORAN.....	18
2.7	ANÁLISE ESTATÍSTICA DAS DIFERENÇAS ENTRE CENÁRIOS CLIMÁTICOS.....	19
3	RESULTADOS.....	21
4	DISCUSSÃO.....	35
5	CONCLUSÃO.....	42
6	MATERIAL SUPLEMENTAR.....	43
	REFERÊNCIAS.....	46

1 INTRODUÇÃO

O conhecimento sobre as diversas dimensões da biodiversidade é marcado por diversas fragilidades. Essas incluem lacunas e vieses de conhecimento significativas, que por sua vez resultam de limitações na obtenção de dados e de fatores históricos e socioecológicos (Castro-Souza et al., 2024). As lacunas ou déficits de conhecimento são classificados em dez grandes categorias, abrangendo distintos aspectos do estudo da biodiversidade, tais como os déficits na descrição de novas espécies (déficit Lineano) (Brown & Lomolino, 1998), da distribuição das espécies (déficit Wallaceano) (Lomolino, 2004), da dinâmica e abundância populacional (déficit Prestoniano) (Cardoso et al., 2011), da evolução e suas relações entre espécies e características (déficit Darwiniano), da ecologia funcional, que investiga as características das espécies e suas funções ecológicas (déficit Raunkiæran), das tolerâncias abióticas das espécies aos fatores ambientais (déficit Hutchinsoniano) (Cardoso et al., 2011), das interações ecológicas na qual incluem as relações entre espécies e seus efeitos na sobrevivência e aptidão dos indivíduos (déficit Eltoniano) (Hortal et al., 2015), do desconhecimento acerca sobre a história natural das espécies (déficit Parkerianas) (Lees et al., 2020), do desconhecimento da biodiversidade de áreas não exploradas e regiões não mapeadas (déficit Racovitzano) (Ficetola et al., 2019) e do desconhecimento acerca das efetividade das medidas de conservação (déficit Ostromiano) (Lopes-Lima et al., 2021).

Os déficits de conhecimento da biodiversidade são inter-relacionados e frequentemente sobrepostos. O déficit Linneano precede todos os demais tipos de déficits, pois a identidade das espécies constitui uma unidade básica de estudo em ecologia e evolução e sua compreensão é crucial para o estudo de habitats, monitoramento da biodiversidade (Castro-Souza et al., 2024; Costello et al., 2013; Diniz-Filho et al., 2013; Hortal et al., 2015; Raxworthy et al., 2003). O conhecimento incompleto da identidade das espécies implica, por sua vez, no conhecimento incompleto da distribuição dessas unidades (i.e., lacuna Wallaceana) e das relações evolutivas entre elas (i.e., lacuna Darwiniana) (Cardoso et al., 2011; Hortal et al., 2015). Essas lacunas comprometem a capacidade de associar espécies a habitats específicos, limitando análises preditivas baseadas em modelos de distribuição e dificultando a compreensão de padrões ecológicos (Castro-Souza et al., 2024; Guisan et al.,

2013). Essa limitação no conhecimento das distribuições geográficas das espécies afeta diretamente ao conhecimento sobre as respostas das espécies às condições abióticas (i.e., lacuna Hutchinsoniana) (Hortal et al., 2015). Além disso, a ausência de informações sobre a ocorrência das espécies compromete o delineamento das condições ambientais específicas as quais elas ocupam, prejudicando a compreensão sobre as interações entre as espécies e o ambiente (Guisan et al., 2013; Peterson et al., 2011).

O déficit Hutchinsoniano é assim chamado em reverência ao trabalho de George E. Hutchinson na proposição do conceito moderno de nicho ecológico (Hortal et al., 2015) como um hipervolume n -dimensional, onde cada dimensão representa uma condição, recurso ou interação que afeta a sobrevivência da espécie (Hutchinson, 1957; Strong & Hutchinson, 1979). O nicho ‘Hutchinsoniano’ de uma espécie contempla seus limites de tolerância, ou seu nicho fundamental, que definem o intervalo ambiental em que a espécie pode persistir. Esse conceito coincide com a definição primordial de nicho por Joseph Grinnell, sendo amplamente conhecido como nicho Grinnelliano, sobretudo no contexto de modelos de nicho ecológico (Soberón, 2007). Nesse contexto, a dualidade de Hutchinson emerge da correspondência recíproca entre o espaço do nicho (o hipervolume abstrato de variáveis ambientais) e o biótopo (o espaço geográfico físico) (Colwell & Rangel, 2009). Essa dualidade permite projetar o nicho fundamental, definido por limites fisiológicos, no espaço geográfico, evidenciando que a distribuição observada representa apenas um subconjunto desse potencial, restrito por barreiras geográficas, interações bióticas e pela disponibilidade condições ambientais em outras regiões do globo (Colwell & Rangel, 2009; Soberón, 2007). Entretanto, as lacunas no conhecimento Hutchinsoniano refletem limitações históricas e metodológicas na amostragem das condições ambientais sob as quais as espécies foram estudadas, indicando a existência de porções do espaço climático para as quais não há descrições de atributos de fisiologia térmica associadas a essas condições. Dessa forma, como assim como questões macroecológicas investigam relações ambientais em diferentes questões sobre a biodiversidade no espaço geográfico (Graham et al., 2025), é igualmente necessário analisar as lacunas no espaço ambiental, a fim de avaliar a representatividade das inferências sobre o nicho das espécies e identificar regiões do espaço climático sistematicamente sub-representadas, onde a ausência de dados pode comprometer previsões ecológicas, biogeográficas e evolutivas.

Os limites térmicos das espécies restringem a presença das espécies a ambientes compatíveis com sua capacidade fisiológica, afetando diretamente suas distribuições geográficas e suas respostas a mudanças climáticas (Chen & Lewis, 2024). Contudo, outras informações morfológicas, fisiológicas e comportamentais também podem informar sobre a capacidade das espécies de manter temperaturas corporais compatíveis com as suas capacidades de sobrevivência (Muñoz & Losos, 2018). Entretanto, essas informações variam muito quanto à disponibilidade. Enquanto o tamanho corporal é bem conhecido para praticamente todas as espécies, outras informações como forma corporal, temperaturas operativas, temperaturas críticas e comportamento termorregulador são escassas e dispersas, limitando nossa capacidade de conhecer os padrões e fazer previsões (Hortal et al., 2015; Slatyer et al., 2013; Sunday et al., 2018). Por exemplo, dados sobre temperaturas críticas, que podem definir as tolerâncias térmicas, dependem de experimentos laboratoriais que requerem infraestrutura e recursos dedicados (Bozinovic et al., 2011; Terblanche et al., 2007). Por outro lado, informações de estudos de campo relacionadas a temperatura corporal e de microhabitat são mais fáceis de se obter e também podem ser úteis para a investigação de padrões de performance térmica e distribuição das espécies (e.g., Rubalcaba et al., 2019). Contudo, nem sempre essas informações são disponibilizadas nos estudos.

Além das lacunas de conhecimento, aqueles já existentes também podem estar enviesados. Vieses de conhecimento podem ser definidos como um conhecimento desigual acerca dos dados em comparação ao conjunto completo de informações que estão disponíveis (Castro-Souza et al., 2024). O viés taxonômico ocorre quando certos táxons são mais investigados que outros devido a fatores como interesses econômicos, facilidade de amostragem ou relevância para políticas públicas de conservação (Troudet et al., 2017; De Siracusa et al., 2020; Castro-Souza et al., 2024). O viés espacial refere-se ao fato de algumas regiões serem mais investigadas que outras, influenciado por aspectos como acesso, infraestrutura, características da paisagem e condições socioeconômicas (Hortal et al., 2008; Meyer et al., 2015, 2016). Já o viés temporal indica que determinados períodos são mais amostrados, o que pode resultar em diferenças na representatividade dos dados, influenciadas por sazonalidade climática e práticas relacionadas ao colonialismo científico (Boakes et al., 2010; Castro-Souza et al., 2024; Meyer et al., 2016; Ronquillo et al., 2020; Stropp et al., 2016). Esses vieses são investigados principalmente nos contextos espacial e filogenético.

Ou seja, onde estão distribuídas geograficamente e a que linhagens pertencem as espécies mais ou menos conhecidas. Entretanto, um outro aspecto crítico sobre o conhecimento dos limites de tolerância e outras funções de resposta climática das espécies é o espaço climático onde vivem essas espécies (Castro-Souza et al., 2024). Ou seja, espécies de determinadas regiões geográficas e linhagens mais bem documentadas também podem estar agrupadas em climas específicos. Dessa forma, conhecer esse viés ambiental no conhecimento sobre atributos relacionados a tolerância térmica é imprescindível para compreender nossa capacidade de prever as respostas das espécies que vivem sob condições climáticas distintas.

Tanto as lacunas quanto os vieses resultam de diferentes limitações na obtenção de dados (Castro-Souza et al., 2024). No caso do conhecimento sobre aspectos fisiológicos, essas limitações podem envolver fatores socioecológicos que determinam o conhecimento de outros aspectos da biodiversidade, como o próprio tamanho corporal, micro-habitat, tamanho da área de distribuição, abundância da espécie, nível regional de investimento em pesquisa, entre outros. Por exemplo, espécies maiores tendem a ser mais estudadas e, conseqüentemente, recebem maior atenção científica, social e governamental (Gaston, 1991; Guedes et al., 2023, 2024; Meiri, 2011, 2018; Moura & Jetz, 2021). Por outro lado, espécies de grande porte são pouco exploradas em estudos experimentais sobre tolerância e performance térmica, devido a questões éticas envolvidas (Walker & Eggel, 2020; Camacho et al., 2023). Espécies com ampla distribuição e maior acessibilidade também são mais estudadas do que espécies restritas a regiões específicas (Borregaard & Rahbek, 2010; Guedes et al., 2024; Moura & Jetz, 2021). Além disso, espécies distribuídas em países mais ricos, com maior investimento em pesquisas, têm maior probabilidade de serem estudadas, especialmente quando suas distribuições coincidem ou estão próximas a instituições de pesquisa (Lim & Song, 1996; Meyer et al., 2015; Guedes et al., 2023).

Entre os vertebrados, os répteis é um grupo que são menos estudados em comparação a outros grupos de vertebrados em comparação a aves e mamíferos (Bonnet et al., 2002; Guedes et al., 2023). Sendo animais ectotérmicos, os répteis dependem diretamente da temperatura ambiental para regular sua temperatura corporal (Bícego & Gargaglioni, 2020; Sinervo et al., 2010), devido a isso são particularmente vulneráveis aos efeitos das mudanças climáticas, como o aumento das temperaturas, que reduz sua faixa de segurança térmica (Paijmans et al., 2013). Essas alterações podem comprometer a sobrevivência das espécies,

ocasionado pelo estresse térmico, comprometendo a performance, especialmente as espécies que estão em regiões tropicais, visto que as temperaturas estão próximas dos limites de tolerância térmica de diferentes organismos (Huey & Berrigan, 2001; Huey et al., 2009; Laurance et al., 2011; Burraco et al., 2020; Zhang et al., 2022). Embora algumas espécies de répteis apresentem plasticidade térmica, o que permite a capacidade de ajustar na faixa de tolerância térmica, essa capacidade insuficiente para acompanhar as rápidas alterações climáticas (Angilletta et al., 2006; Gunderson & Stillman, 2015). Dessa forma, podem alterar o comportamento e a capacidade de deslocamento em busca de locais com condições térmicas favoráveis evitar os efeitos das variações climáticas (Diele-Viegas & Rocha, 2018; Huey et al., 2012; Sunday et al., 2014; Bicego et al., 2020 ; Taylor et al., 2021). Nesse contexto para compreender melhor como as espécies podem reagir é fundamental conhecer seus atributos físicos e ecofisiológicos relacionados à suas experiências térmicas.

Os atributos da biologia térmica apresentam uma natureza multidimensional, a qual fatores ambientais, fisiológicos e genéticos estão relacionados com a capacidade de um organismo tolerar ambientes de extremidade térmica. Esses atributos podem ser representados pelos limites críticos de sobrevivência, como as temperaturas críticas mínima (TC_{min}) e máxima (TC_{max}), que definem os extremos térmicos nos quais a temperatura corporal do organismo ultrapassa sua faixa de tolerância, resultando em perda de funcionalidade motora do organismo (Taylor et al., 2021). Além disso, outros limites podem ser importantes num contexto ecológico, como a temperatura voluntária mínima (TV_{min}) e máxima (TV_{max}), que representam as faixas de tolerância nas quais o animal busca ativamente refúgio para evitar o resfriamento excessivo ou o superaquecimento, respectivamente (Taylor et al., 2021). Outra característica é a temperatura corporal preferida (T_{pref}), que corresponde ao valor ou intervalo de temperaturas que o animal seleciona quando tem a possibilidade de escolher livremente (Taylor et al., 2021). Entretanto, outros atributos morfológicos, fisiológicos e ecológicos também compõem a biologia térmica, apresentando funções no desempenho das espécies e contribuindo para a definição de seus nichos térmicos. Por exemplo, o corpo desempenha funções na termorregulação de serpentes pois influencia na estabilidade térmica da espécie, influenciando as taxas de esfriamento e aquecimento (Christian et al., 2006; Bicego et al., 2020). Além disso, alterações no débito cardíaco proporcionam aumento ou redução nas taxas de absorção e perda de calor (Bicego &

Gargaglioni, 2020). Por fim, atributos ecológicos como a alterações comportamentais, exemplificada como mudanças de posturas e a seleção de determinados micro-habitats estão associados com as necessidades térmicas (Bícego & Gargaglioni, 2020; Maag, 2017). Esses atributos funcionais estão associados à lacuna Raunkiæriana, uma vez que há um desconhecimento sobre suas funções no nicho térmico das espécies. Por esse motivo, eles apresentam sobreposição em questões funcionais com os atributos de tolerância térmica, já que as lacunas Hutchinsoniana e Raunkiæriana se inter-relacionam (Hortal et al., 2015).

Assim como outros répteis, as serpentes são altamente sensíveis às mudanças climáticas. Esses animais dependem da temperatura ambiental para regular a temperatura corporal através de processos físicos de troca de calor, como condução, convecção, radiação e evaporação, que afetam diretamente suas funções metabólicas e comportamentais (Bícego & Gargaglioni, 2020; Sinervo et al., 2010). Nesse contexto, as mudanças climáticas podem afetar suas temperaturas corporais, impactando em seu comportamento, período de atividade e fitness em geral (Bícego & Gargaglioni, 2020). Além disso, essas mudanças podem resultar em modificações nas distribuições geográficas das espécies (Lourenço-de-Moraes et al., 2019; Martinez et al., 2024). Entretanto, a escassez de informações sobre a biologia térmica, incluindo tolerâncias e preferências, pode ser pensada como uma expressão da lacuna Hutchinsoniana nesse grupo.

Aqui, buscamos abordar esse tema através da investigação das lacunas e vieses de dados de biologia térmica de serpentes, quanto a representatividade geográfica, climática e filogenética do grupo. Esperamos encontrar lacunas e vieses importantes, com informações disponíveis para um subconjunto de espécies não representativo da diversidade do grupo. Além disso, esperamos que fatores geográficos, climáticos e taxonômicos associados à disponibilidade de informações sobre atributos térmicos expliquem a ocorrência de lacunas e vieses no conhecimento. Esses vieses incluem a maior concentração de dados em regiões geográficas com maior investimento em pesquisa, o maior volume de dados em áreas com menor riqueza de espécies e a maior disponibilidade de informações para táxons de maior relevância científica, frequentemente associados a organismos modelo, que tendem a apresentar elevada riqueza e abundância em determinadas localidades. Esperamos ainda que espécies distribuídas em regiões temperadas apresentem maior disponibilidade de dados em comparação àquelas de regiões tropicais, e que táxons com maior importância científica

concentrem mais informações do que outros grupos. No espaço ambiental, antecipamos que o conhecimento esteja concentrado em regiões específicas do nicho climático, com variações nesse padrão dependendo do tipo de atributo térmico considerado. Por fim, esperamos detectar alterações nas condições climáticas ao longo da distribuição das serpentes até o final do século, refletindo os efeitos das mudanças climáticas globais.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

Este trabalho tem como objetivo estimar a lacuna Hutchinsoniana e os vieses de conhecimento sobre biologia térmica de serpentes nos espaços geográfico, filogenético e climático, além de buscar explicar essas lacunas e vieses em função de fatores biológicos, geográficos e ecológicos.

1.1.1.1 Objetivos específicos

- Compilar, através de uma revisão sistemática da literatura, as informações sobre biologia térmica de serpentes;
- Estimar as lacunas e vieses, nos espaços geográfico, filogenético e climático, do conhecimento sobre atributos térmicos das espécies de serpentes;
- Determinar a representatividade do conhecimento atual sobre parâmetros de biologia térmica de serpentes no espaço ambiental diante das alterações climáticas previstas em diferentes cenários futuros.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 AQUISIÇÃO DE DADOS

Coletamos dados em nível de espécie sobre diversos atributos morfológicos e fisiológicos que são informativos sobre a tolerância e performance térmica para 3330 de espécies da subordem Serpentes. Seleccionamos as espécies que tinham pelo menos os atributos morfológicos como a massa corporal máxima (g) e comprimento máximo total (mm) descritos na base de dados “Tetrapod Traits Database” (Moura et al., 2024). Além disso, removemos espécies duplicadas que apresentavam nomes diferentes e que não apresentavam dados de distribuição estabelecidos. Para os atributos fisiológicos, especificamente, reunimos informações sobre os limites de tolerância mínimo ($TC_{\text{mínimo}}$ e máximo ($TC_{\text{máximo}}$), as temperaturas voluntárias mínima ($TV_{\text{mínima}}$), e máxima ($TV_{\text{máxima}}$), e a temperatura preferida ($TC_{\text{preferida}}$), atributos de evapotranspiração (perda de água evaporativa (PAC), a resistência à perda de água cutânea (RPAC) e a perda total evaporativa de água (PTEA).) para cada espécie. O objetivo foi identificar informações relevantes sobre a tolerância térmica das espécies disponíveis na plataforma Google Scholar, o “Web of Science”, “Scopus”. Esses dados foram obtidos a partir de artigos publicados, bancos de dados, artigos científicos e livros, além de literatura cinzenta, incluindo teses e monografias, utilizando palavras-chave específicas, como “Critical temperature maximum”, “Critical temperature minimum”, “Thermal ecology”, “Snake” “Lethal temperature”, “Preferred temperature”, “Temperature voluntary maximum” e “Temperature voluntary minimum”. Essas palavras-chaves foram seleccionadas para direcionar a pesquisa a estudos relacionados à ecologia térmica de serpentes, abrangendo limites críticos de temperatura, preferências térmicas e temperaturas letais.

Também coletamos informações climáticas referentes à distribuição de cada espécie. Utilizamos os dados de distribuição das serpentes disponíveis no Global Assessment Reptiles Database e na União Internacional de Conservação da Natureza IUCN (2024) e, com base nessas distribuições, extraímos a mediana das 19 variáveis bioclimáticas em uma resolução

espacial de 5 arco-minutos ($\approx 5\text{km}^2 \times 5\text{km}^2$), conforme os dados do CHELSA V2.1 com a utilização dos pacotes ‘raster’ (Hijmans, 2023) e ‘terra’ (Hijmans, 2023) na plataforma R (R Core Team 2024). Esses dados foram utilizados para caracterizar o nicho climático das serpentes, permitindo identificar as condições climáticas predominantes em suas áreas de ocorrência.

2.2 CARACTERIZAÇÃO CLIMÁTICA

Para caracterizar as condições climáticas ocupadas por cada espécie, foram obtidos os polígonos de distribuição a partir da Global Assessment Reptiles Database (Caetano et al., 2022) e da International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2024). Para representar as condições climáticas ao longo da distribuição das espécies, foram obtidas as 19 variáveis bioclimáticas disponíveis no conjunto de dados CHELSA V2.1 (Karger et al., 2017). Esse conjunto de dados inclui informações para ambientes terrestres e marinhos, sendo, portanto, representativo tanto para espécies terrestres quanto marinhas. Foram extraídos os valores medianos dessas variáveis em uma resolução espacial de 5 minutos de arco ($\sim 5 \times 5 \text{ km}$), utilizando o pacote terra versão 1.8-80 (Hijmans, 2025) no R (R Core Team, 2024).

Para reduzir a dimensionalidade dos dados, inicialmente foi calculado o Fator de Inflação da Variância (Variance Inflation Factor – VIF) utilizando o pacote usdm versão 2.1-7 (Naimi et al., 2014), considerando as 19 variáveis bioclimáticas, com o objetivo de identificar e remover preditores altamente correlacionados, minimizando assim a multicolinearidade. Esse procedimento resultou na retenção de sete variáveis: BIO2, BIO3, BIO4, BIO8, BIO15, BIO18 e BIO19 (Tabela S1).

Com essas variáveis bioclimáticas, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (Principal Component Analysis – PCA) utilizando o pacote stats versão 4.4.2 (R Core Team, 2024). Foram retidos apenas os dois primeiros componentes principais, que explicaram 43,65% (PC1) e 19,8% (PC2) da variação total, valores superiores aos esperados pelo modelo Broken Stick (figura S1). O PC1 foi principalmente influenciado pela sazonalidade da temperatura (BIO4 = 19,8%), precipitação no trimestre mais frio (BIO19 =

19,0%), amplitude térmica diurna média (BIO2 = 16,3%), precipitação no trimestre mais quente (BIO18 = 15,9%) e isothermalidade (BIO3 = 14,2%). O PC2 esteve principalmente associado à temperatura média do trimestre mais úmido (BIO8 = 45,6%), sazonalidade da precipitação (BIO15 = 25,0%), precipitação no trimestre mais frio (BIO19 = 13,9%) e sazonalidade da temperatura (BIO4 = 12,5%), enquanto as demais variáveis apresentaram contribuição inferior a 2,1% (tabela S2 e Figura S2).

Os componentes principais selecionados foram então utilizados como descritores dos nichos climáticos das serpentes e para identificar as condições ambientais predominantes ao longo de sua distribuição geográfica (tabela s1).

2.3 MODELO CONJUNTO DE VARIÁVEIS DO FUTURO

Para avaliar as mudanças no espaço ambiental projetado para cenários futuros, elaboramos um modelo conjunto (ensemble) das 19 variáveis bioclimáticas considerando os períodos de 2011–2040, 2041–2070 e 2071–2100 sob o cenário SSP585. Inicialmente, estimamos a similaridade entre as condições climáticas previstas pelos cinco modelos de circulação global (MCG) — GFDL, MPI, MRI, UKESM1 e IPSL — por meio do cálculo de matrizes de distância euclidiana, utilizando a função “dist” do pacote “stats” (versão 4.4.2). Essas matrizes permitiram quantificar o grau de dissimilaridade multivariada entre as amostras dentro de cada MCG. Em seguida, transformamos as matrizes de distância em vetores e calculamos as correlações de Pearson entre todos os pares de modelos, a fim de mensurar o grau de correspondência entre seus padrões multivariados de dissimilaridade. Com base nos elevados coeficientes de correlação observados (Tabela 1), selecionamos os modelos IPSL, GFDL e MRI para compor o conjunto, obtido pela média das projeções desses três MCGs para cada período analisado.

Tabela 1: Matriz de correlação de Pearson em que demonstra o grau de correlação entre diferentes Modelos de Circulação Global.

	GFDL	MPI	MRI	UKESM1	IPSL
GFDL	1	0.9933	0.9862	0.9903	0.9920
MPI	0.9933	1	0.9871	0.9907	0.9902
MRI	0.9862	0.9871	1	0.9905	0.9903
UKESM1	0.9903	0.9907	0.9905	1	0.9903
IPSL	0.9920	0.9902	0.9903	0.9903	1

2.4 ANÁLISE DE SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS ECOLÓGICO

Para investigar se o subconjunto de espécies de serpentes com informações disponíveis sobre tolerâncias térmicas é representativo da subordem Serpentes como um todo no espaço ambiental, utilizamos testes estatísticos de similaridade e equivalência de nicho, baseados em uma abordagem no espaço ambiental e implementados no pacote “*humboldt*” (Brown, 2025; Brown & Carnaval, 2019). Esses testes avaliam se a sobreposição entre os nichos climáticos de dois grupos de espécies (espécies com dados térmicos conhecidos e espécies sem dados térmicos descritos) difere significativamente do esperado sob um cenário nulo de equivalência de nicho. Para isso, vamos utilizar uma métrica de sobreposição de nicho (D) de acordo com a seguinte equação $D = 1 - \frac{1}{2} (\sum_{ij} |z_{1ij} - z_{2ij}|)$ (Schoener, 1970; Warren et al., 2008). Onde z_{1ij} , z_{2ij} representam as densidades de ocupação do espaço ambiental para cada grupo. Essa métrica expressa o grau de sobreposição do nicho climático ao somar as diferenças absolutas entre as distribuições de ocupação ambiental dos dois grupos e normalizar o valor resultante, produzindo um índice que varia de 0 (ausência de sobreposição) a 1 (sobreposição completa). A significância da sobreposição observada foi avaliada por meio de um teste de equivalência, no qual os registros de ocorrência dos dois grupos foram combinados e reamostrados aleatoriamente, sendo redistribuídos em dois conjuntos com o mesmo número de ocorrências dos grupos originais. Para cada uma das 999 iterações de randomização, a métrica de Schoener’s D foi recalculada, gerando uma distribuição nula de similaridade de nicho. O valor empírico observado foi então comparado

a essa distribuição nula para testar a hipótese de equivalência de nicho entre os grupos, adotando um nível de significância de 5%.

2.5 ÍNDICE DE AGREGAÇÃO FILOGENÉTICA

Para analisar como esses dados estão descritos filogeneticamente, realizamos um recorte da filogenia selecionamos as espécies representantes da subordem Serpentes da filogenia dos escamados (Tonini et al., 2016), e selecionamos 100 árvores aleatórias das 1000 primeiras árvores disponíveis e, a partir dessas, criamos uma árvore filogenética consensus com o objetivo de representar a topologia evolutiva mais frequente entre as árvores disponíveis. Dessa forma utilizamos a função “consensus” com a probabilidade de 50% um clado ser representado na árvore consensus ($p = 0.5$) para obtenção da topologia majoritária presente no pacote “ape” versão 5.8.1 (Paradis & Schliep, 2019) e da função “consensus.edges” do pacote “phytools” versão 2.4.4 (Revell, 2024) para incorporação dos comprimentos de ramos. A árvore resultante foi convertida em ultramétrica com utilizando a função “chronos” do pacote “ape” versão 5.8.1 (Paradis & Schliep, 2019) e ajustada com a função “force.ultrametric” do pacote “phytools” versão 2.4.4 (Revell, 2024).

A partir do nosso conjunto de dados, avaliamos a relação filogenética entre as espécies apresentam dados de atributos de biologia termal, utilizamos o índice de agregação filogenética (Net Relatedness Index). Essa análise permite analisar a estrutura filogenética e indicar o grau de relação evolutiva entre as espécies presentes em um determinado pool (Webb, 2000; Webb et al., 2002). A partir do cálculo da Distância Média em Pares (Mean Pairwise Distance), mensura a média das distâncias filogenéticas entre todas as espécies de uma comunidade. Nesse caso, utilizamos desta abordagem para verificar a distância filogenética entre as espécies que apresentam informações de atributos de biologia termal descrito e verificar se essas espécies são representativas para a filogenia completa da subordem de serpentes. O NRI é estimado a partir da fórmula (Webb, 2000; Webb et al., 2002):

$$NRI = - \frac{(MDP_{observado} - MDP_{esperado})}{Desvio\ Padr\tilde{a}o\ MDP_{esperado}}$$

$MDP_{observado}$ é a média das distâncias filogenéticas entre todas as espécies do subconjunto, enquanto $MDP_{esperado}$ e o respectivo desvio padrão são estimados através da aleatoriedade. Para isso, serão gerados 999 subconjuntos aleatórios a partir do mesmo subconjunto de espécies, mantendo constante o número de espécies. O NRI positivo indica uma agregação filogenética, indicando que as espécies do subconjunto estão relacionadas proximamente do que o esperado ao acaso, enquanto valores negativos sugerem superdispersão filogenética, demonstrando as espécies estão mais distantes filogeneticamente. As análises serão realizadas com auxílio dos pacotes “picante” (Kembel et al., 2010) e “ape” (Paradis & Schliep, 2019) com uso do software plataforma R (R Core Team 2024).

2.6 ANÁLISE DE AUTOCORRELAÇÃO ESPACIAL

A autocorrelação espacial da proporção de conhecimento sobre atributos térmicos foi analisada por meio do Índice de Moran global (Moran’s I) (Moran, 1950). Inicialmente, as coordenadas geográficas (longitude e latitude) associadas a cada célula espacial foram extraídas e organizadas em uma matriz numérica. Em seguida, foi calculada a distância geodésica entre pares de células utilizando a função “spDists” do pacote “sp” (Pebesma & Bivand, 2005). Com base nessas distâncias, definiu-se um raio de vizinhança equivalente a 1,5 vezes a resolução espacial do grid (≈ 39 km), assegurando que cada célula tivesse ao menos um vizinho espacialmente conectado. A estrutura de vizinhança foi então construída por meio da função “dnearneigh”, que define vizinhos a partir de um critério de distância mínima = 0 e máxima = 39km, considerando coordenadas geográficas. A partir dessa estrutura, foi criada uma matriz de pesos espaciais por meio da função “nb2listw”, de modo que a soma dos pesos de cada unidade espacial fosse igual a 1. O argumento `assumimos` “zero.policy = TRUE” para lidar com eventuais células sem vizinhos definidos.

Dessa forma, calculamos o Índice de Moran global com a função “*moran.test*” do pacote “*spdep*” (Bivand et al., 2013), tendo como variável de interesse a soma da proporção de conhecimento térmico por célula espacial. A significância estatística do índice foi avaliada por meio de testes de permutação aleatória, comparando o valor observado de Moran’s I com uma distribuição nula gerada a partir da aleatorização dos valores da variável no espaço. Valores positivos e significativos de Moran’s I indicam autocorrelação espacial positiva, caracterizada pelo agrupamento espacial de células com níveis semelhantes de conhecimento, enquanto valores próximos de zero sugerem ausência de estrutura espacial detectável. Todas as análises foram conduzidas no ambiente R (R Core Team, 2023)

2.7 COMPARAÇÃO ENTRE CENÁRIOS CLIMÁTICOS

Para caracterizar e categorizar o clima em cada período analisado, utilizamos os *scores* dos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2), obtidos a partir da PCA do espaço ambiental, foi projetado novamente para o espaço geográfico. Para isso, foi criado um raster-base com a resolução (1°x1°), garantindo a correspondência de cada célula entre os valores ambientais e os *scores* da PCA. Esses scores de PC1 e PC2 referentes a cada cenário climático de interesse foram então atribuídos a cada célula do raster em dois rasters contínuos que representam os principais gradientes climáticos espaciais do período analisado para ser possível realizar comparações visuais e posteriores classificações conjuntas. Os valores de ambos os componentes foram normalizados para o intervalo entre 0 e 1, utilizando uma transformação linear baseada nos valores mínimos e máximos globais de cada componente para evitar distorções associadas a escalas distintas entre os eixos da PCA.

Os valores contínuos de PC1 e PC2 foram discretizados em classes (bins) para a categorização objetiva do clima. Foi utilizado a regra de Freedman-Diaconis a partir da fórmula $Bin\ width = 2 \frac{IQR(x)}{\sqrt[3]{n}}$, onde $IQR(x)$ representa o intervalo interquartil dos dados, e o n representa o número de observações na amostra (Freedman & Diaconis, 1981). A abordagem foi empregada para definir, de forma independente, o número de classes de PC1

e PC2, considerando a variabilidade dos dados (intervalo interquartil) e o tamanho amostral, resultando em uma classificação adaptativa e menos sensível à assimetria e a valores extremos (Freedman & Diaconis, 1981).

As classes discretizadas de PC1 e PC2 foram combinadas por meio de uma codificação linear para atribuir uma identificação única a cada combinação de classes a partir da fórmula $ID = (PC1_{bin} - 1) \times n_{bin} + PC2_{bin}$, onde $PC1_{bin}$ e $PC2_{bin}$ são as categorias dos PC1 e PC2. Isso permitiu a definição de zonas climáticas do espaço climático em que cada zona representa, portanto, uma combinação específica de condições ambientais no espaço ambiental, permitindo a comparação espacial e temporal de padrões climáticos entre diferentes períodos e cenários.

Com a categorização dos tipos de clima, analisamos as diferenças na ocorrência dos tipos climáticos entre os diferentes cenários climáticos (Presente, 2040, 2070 e 2100). O objetivo foi quantificar o efeito da mudança dos cenários climáticos sobre a frequência das condições climáticas específicas permitindo estimar a direção, magnitude da mudança das frequências. Avaliamos através de modelos lineares generalizados (GLMs), considerando a frequência absoluta de ocorrência de cada tipo climático como variável resposta. Inicialmente, devido à natureza dos dados serem de contagem, os modelos foram ajustados assumindo distribuição Poisson. Entretanto, a presença de sobredispersão foi avaliada por meio de diagnósticos dos resíduos, então ajustamos o modelo com distribuição binomial negativa, sendo mais apropriada para lidar com variância superior à média. O cenário climático foi incluído como variável explicativa categórica, permitindo avaliar diferenças sistemáticas na frequência de ocorrência dos tipos climáticos entre os cenários.

3 RESULTADOS

Nossa busca resultou na identificação de 211 espécies de serpentes com pelo menos um atributo de biologia térmica descrito e 67 espécies com atributos de perda evaporativa de água descritos. De modo geral, os dados disponíveis concentram-se em um subconjunto da diversidade filogenética do grupo, com aproximadamente 9 famílias representadas por mais de uma espécie, indicando maior disponibilidade de informações para esses clados. Em contraste, 5 famílias (Typhlopidae, Homalopsidae, Cyndrophidae, Acrochordidae, Anomalepididae) foram representadas por apenas uma única espécie, refletindo uma amostragem limitada e evidenciando potenciais lacunas de conhecimento para esses grupos. Especificamente, para os limites térmicos críticos, obtivemos dados de temperatura crítica máxima ($TC_{\text{máx}}$) para 79 espécies e de temperatura crítica mínima ($TC_{\text{mín}}$) para 47 espécies. As temperaturas voluntárias (TV) foram registradas para 102 espécies, sendo 102 espécies com valores de $TV_{\text{máx}}$ e 50 com valores de $TV_{\text{mín}}$. Em relação às temperaturas preferenciais (TP), foram obtidos dados para 82 espécies, incluindo 49 espécies com $TP_{\text{máx}}$, 50 com $TP_{\text{mín}}$ e 81 com valores de temperatura preferencial média. Informações sobre temperatura corporal (T_{corporal}) foram obtidos para 106 espécies (tabela 2). Por fim, das 67 espécies com atributos de perda de água, 63 espécies foram encontradas com atributos de Perda de água total (PTEA), 26 espécies com atributos de perda de água cutânea (PAC) e 2 espécies com atributos de resistência de perda cutânea de água (RCPA).

Proporção de conhecimento nas famílias

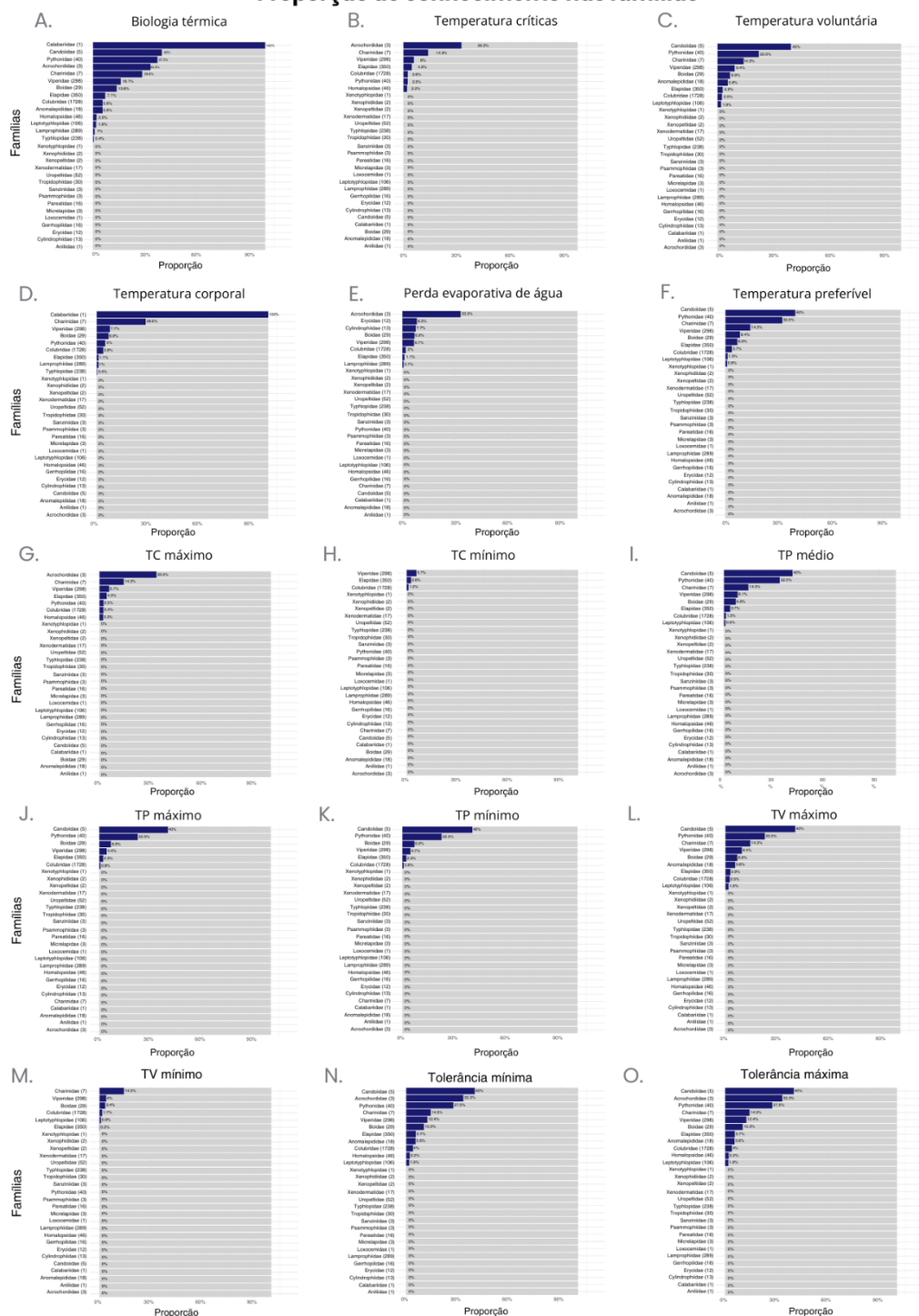


Figura 1: Proporção de conhecimento disponível sobre diferentes atributos de biologia térmica em famílias de serpentes. Cada painel representa um conjunto específico de atributos: (A) biologia térmica geral; (B) temperaturas críticas; (C) temperatura voluntária; (D) temperatura corporal; (E) perda evaporativa de água; (F) temperatura preferível; (G) tolerância térmica máxima (CT_{max}); (H) tolerância térmica mínima (CT_{min}); (I) temperatura preferida média (TP médio); (J) temperatura preferida máxima (TP máximo); (K) temperatura

preferida mínima (TP mínimo); (L) temperatura voluntária máxima (TV máximo); (M) temperatura voluntária mínima (TV mínimo); (N) tolerância mínima; e (O) tolerância máxima. As barras indicam a proporção de espécies com dados disponíveis em cada família, destacando fortes assimetrias taxonômicas no conhecimento térmico das serpentes.

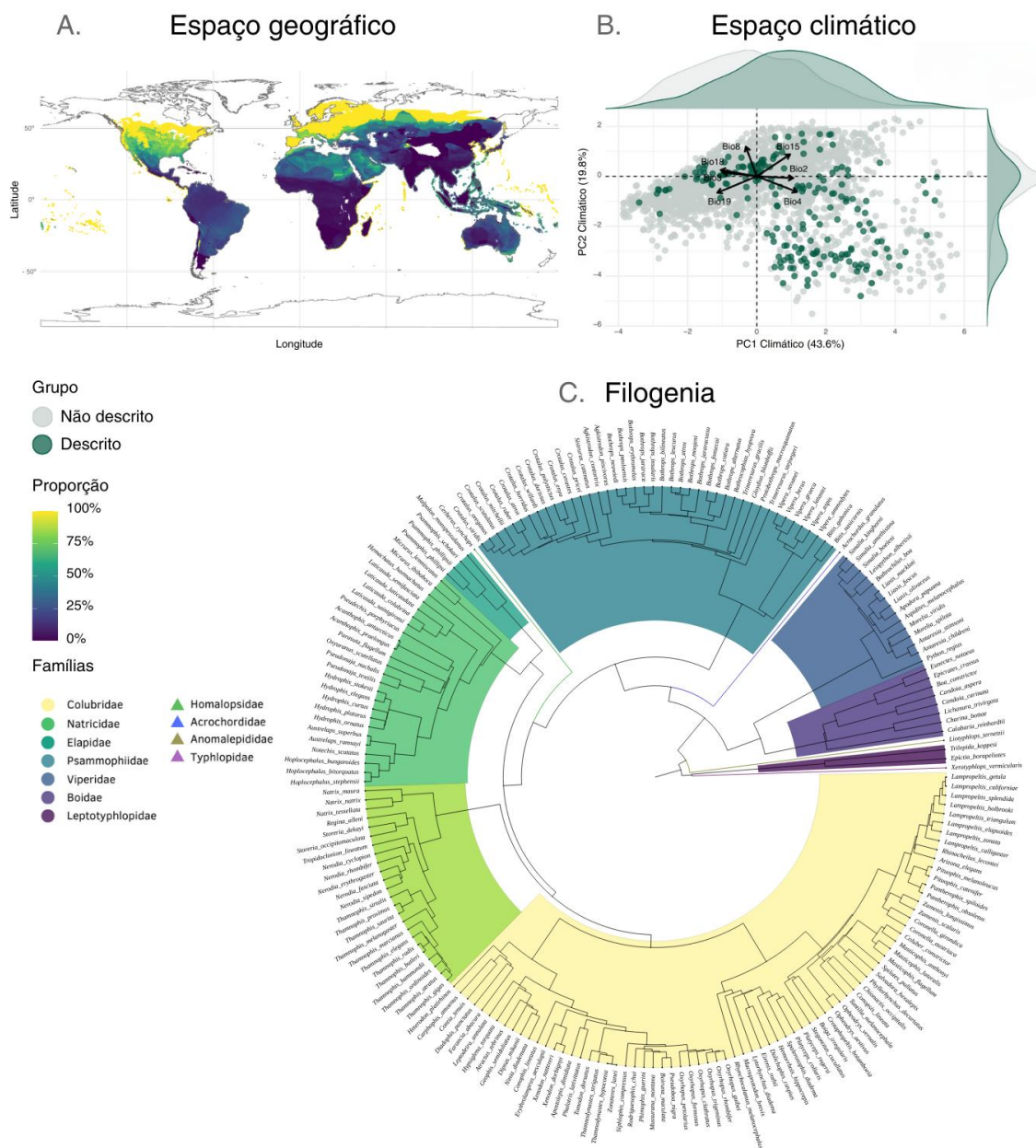


Figura 2: A, Mapa global da proporção de conhecimento sobre atributos térmicos das serpentes no espaço geográfico. As cores representam a proporção de espécies com atributos térmicos descritos em cada região, variando de tons frios, que indicam baixa proporção de conhecimento, a tons quentes, que indicam alta proporção de conhecimento. Esse padrão evidencia a heterogeneidade espacial na disponibilidade de

informações térmicas, com regiões amplamente estudadas contrastando com áreas marcadas por fortes lacunas de conhecimento. **B**, Representação do espaço climático das serpentes através de uma PCA demonstrando a distribuição das serpentes que apresentam dados descritos (verde) e não descrito (cinza) apresentando também a riqueza de espécie associado ao longo dos eixos do PC1 e PC2. **C**, Representação filogenética reduzida das Serpentes, mostrando as espécies que possuem pelo menos um atributo fisiológico térmico descrito. A filogenia destaca a distribuição taxonômica das espécies com dados disponíveis.

A Análise de Componentes Principais revelou uma estruturação clara do espaço climático ocupado pelas serpentes, com o PC1 explicando 43,6% da variância total e o PC2 19,8%, refletindo os principais gradientes ambientais associados às variáveis bioclimáticas. As espécies com dados de biologia térmica descritos ocuparam uma porção ampla do espaço climático, porém concentrada em regiões específicas ao longo dos eixos principais, enquanto as espécies sem dados descritos apresentaram uma distribuição mais difusa e extensa. As curvas de densidade ao longo dos eixos indicaram diferenças na riqueza de espécies entre os grupos, evidenciando maior concentração de espécies descritas em determinados intervalos climáticos. Dessa forma, esses resultados indicam que a disponibilidade de dados de biologia térmica não está distribuída aleatoriamente no espaço climático, sugerindo a presença de um viés ambiental e de uma lacuna Hutchinsoniana estruturada para as serpentes (Figura 1A).

Análise de sobreposição e equivalência de nicho climático

Os testes de sobreposição e equivalência de nicho indicaram diferenças significativas entre o nicho climático ocupado pelas espécies de serpentes com atributos de biologia térmica descritos e aquele ocupado pelo conjunto total de espécies ($p < 0.001$). A sobreposição entre os nichos foi moderada a elevada ($D = 0.576$; $I = 0.799$), o que indica a existência de uma lacuna de conhecimento sobre esses atributos no espaço climático das serpentes. No entanto, apesar dessa sobreposição, o teste de equivalência revelou que os nichos não são equivalentes. Para todos os atributos analisados, o espaço climático ocupado pelas espécies com dados se encontra totalmente aninhado dentro do nicho climático total (100% do espaço ocupado), evidenciando que, mesmo considerando todas as espécies com pelo menos um atributo térmico descrito, esse subconjunto não representa de forma aleatória nem integral o nicho climático das serpentes.

Ao considerar os diferentes tipos de atributos, observamos padrões distintos de representatividade. Os limites térmicos críticos (TC) apresentaram sobreposição moderada com o nicho total ($D = 0.603$; $I = 0.808$), enquanto que $TC_{\text{máx}}$ exibiu valores intermediários ($D = 0.462$; $I = 0.661$). Em contraste, $TC_{\text{mín}}$ apresentou os menores valores de sobreposição ($D = 0.261$; $I = 0.467$), indicando uma maior lacuna de conhecimento desse atributo. Esses resultados demonstram que conhecimento sobre TCs é desigual e que existe uma grande lacuna no conhecimento desses atributos, uma vez que para um $TC_{\text{máx}}$ existe um desconhecimento intermediário e para $TC_{\text{mín}}$ um alto desconhecimento, esses por sua vez são subamostrados, indicando um viés do conhecimento contra espécies associadas a determinadas condições climáticas.

Os atributos relacionados a temperatura preferencial apresentaram uma sobreposição moderada para todos os atributos desse tipo ($D = 0.3744$; $I = 0.5914$). Para a $TP_{\text{mín}}$ apresentou uma sobreposição moderada ($D = 0.3362$; $I = 0.5301$). Enquanto $TP_{\text{máx}}$ e $TP_{\text{médio}}$ também apresentaram sobreposição moderada ($D = 0.3367$; $I = 0.5306$) e ($D = 0.3762$; $I = 0.5930$).

Enquanto a temperatura corporal (T_{corporal}), apresentou baixa sobreposição entre o nicho climático ocupado pelas espécies com dados e aquele ocupado pelo conjunto total de serpentes ($D = 0.2801$; $I = 0.5310$). Assim como a Perda evaporativa de água (PEA) que também exibiu baixa sobreposição ($D = 0.3053$; $I = 0.5052$). Esse resultado demonstra a existência de lacunas de conhecimento associadas a esses dois atributos sendo um indicativo de que o conhecimento desse atributo está enviesado a um espaço ambiental.

Em contraste, os atributos relacionados às temperaturas voluntárias (TV) apresentaram maior sobreposição de nicho. Considerando todas as espécies com dados de temperatura voluntária, observou-se uma sobreposição elevada ($D = 0.6332$; $I = 0.8082$). No entanto, quando analisados separadamente, a $TV_{\text{máx}}$ apresentou sobreposição moderada ($D = 0.5152$; $I = 0.7150$), enquanto a $TV_{\text{mín}}$ exibiu os menores valores de sobreposição dentre os atributos avaliados ($D = 0.1734$; $I = 0.3502$), evidenciando uma lacuna ambiental particularmente acentuada para esse atributo.

Para os atributos de tolerância térmica, que engloba os respectivos atributos máximos e mínimo de cada tipo, observou-se um padrão contrastante entre os limites mínimos e máximos. A tolerância térmica mínima apresentou sobreposição baixa ($D = 0.3811$; $I = 0.6333$), enquanto a tolerância térmica máxima exibiu valores elevados de sobreposição ($D = 0.6032$; $I = 0.8082$).

Os resultados no geral indicam a existência da lacuna Hutchinsoniana estruturada sobre o conhecimento disponível sobre atributos de biologia térmica em serpentes, sendo é espacialmente estruturado e ambientalmente enviesado, não representando de forma aleatória nem abrangente o nicho climático das serpentes. Embora os índices de sobreposição revelem valores moderados a elevados para alguns atributos, não há equivalência de nicho e o padrão aninhamento do espaço ocupado demonstram que a disponibilidade de dados está associada a condições ambientais específicas, destacando a existência um viés climático sobre o conhecimento dos atributos de biologia térmica. Esse viés varia entre tipos de atributos, sendo particularmente acentuado para aqueles associados a limites mínimos, como $TC_{\min}$, $TV_{\min}$ e TC e PEA, que apresentaram as menores sobreposições e, portanto, as maiores lacunas de conhecimento. Em contraste, atributos mais amplamente mensurados, como temperaturas voluntárias e tolerâncias térmicas máximas ($TC_{\max}$, $TV_{\max}$), exibiram maior sobreposição, porém não representativo para o nicho climático das serpentes. Esses padrões revelam a existência de uma lacuna Hutchinsoniana, refletindo vieses históricos, geográficos e metodológicos na disponibilidade de dados de biologia térmica para o grupo.

Tabela 2: Resultados da análise de sobreposição do nicho ambiental do índice D e I para diferentes atributos descritos de biologia térmica das serpentes. Descrição dos atributos de biologia térmica explorados, incluindo medidas de temperaturas críticas mínimas e máximas ($TC_{\min}$, $TC_{\max}$) temperatura corporal (T_{corporal}), preferencial ($TP_{\min}$, $TP_{\max}$, $TP_{\text{média}}$), voluntária ($TV_{\max}$, $TV_{\min}$), limites de tolerância térmica mínima ($TC_{\min}$, $TV_{\min}$, $TP_{\min}$) e máxima ($TC_{\max}$, $TV_{\max}$, $TP_{\max}$), e perda evaporativa de água (PEA) das serpentes. O Espaço análogo representa o número de células ocupadas pelo grupo com dados descrito em relação ao espaço total. O Espaço análogo (%) representa quanto em percentual do espaço ocupado em relação ao total. E o percentual ocupado representa o aninhamento do espaço ambiental.

Teste de Equivalência de Nicho							
Grupo	D	I	Espaço análogo	Espaço total	Espaço análogo (%)	% ocupado	p
Atributos térmicos	0.5764	0.7992	4532	6219	72.87	100	>0.001
TC	0.6032	0.8082	2406	5608	42.90	100	>0.001
TC-mín	0.2605	0.4667	3160	6275	50.36	100	>0.001
TC-máx	0.4619	0.6605	4107	6397	64.20	100	>0.001
TP	0.3744	0.5914	1842	5568	33.08	100	>0.001
TP-mín	0.3362	0.5301	5012	6488	77.25	100	>0.001
TP-máx	0.3367	0.5306	4257	6379	66.73	100	>0.001
TP-média	0.3762	0.593	1809	5577	32.44	100	>0.001
T-corporal	0.2801	0.531	1955	5536	35.31	100	>0.001
TV	0.6332	0.8082	2406	5608	42.90	100	>0.001
TV-máx	0.5152	0.715	1730	5590	30.95	100	>0.001
TV-mín	0.1734	0.3502	1037	5594	18.54	100	>0.001
Tolerância-mín	0.3811	0.6333	1977	5611	35.23	100	>0.001
Tolerância-máx	0.6032	0.8082	2406	5608	42.90	100	>0.001
PEA	0.3053	0.5052	1398	5561	25.14	100	>0.001

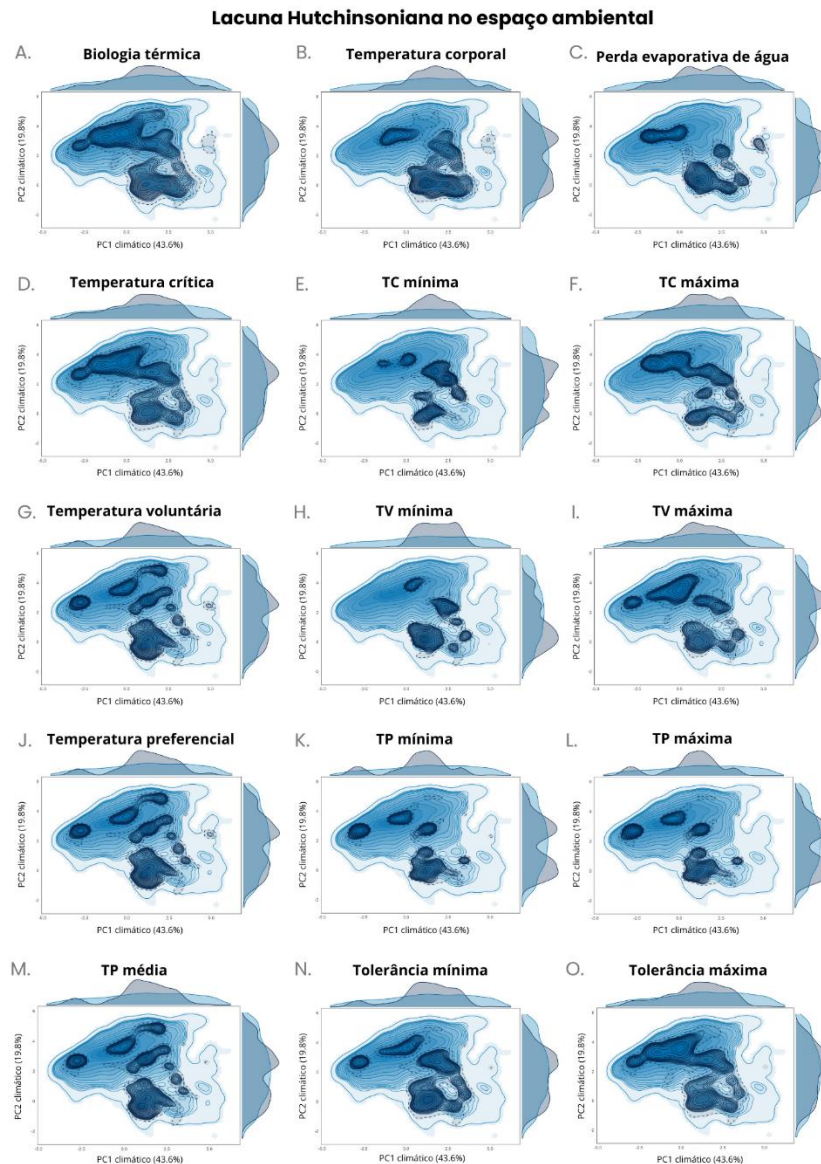


Figura 3: Representação da lacuna Hutchinsoniana no espaço ambiental para diferentes atributos de biologia térmica de serpentes. Cada gráfico mostra a distribuição de densidade das espécies com dados disponíveis ao longo dos dois primeiros eixos do espaço climático (PC1 = 43,6% e PC2 = 19,8% da variância explicada). As áreas em tons mais escuros indicam maior concentração de ocorrência de espécies no espaço ambiental com atributos descritos, enquanto as regiões claras ou não ocupadas representam porções do espaço ambiental com baixa disponibilidade ou com ausência de informações para os respectivos atributos. Os painéis contemplam atributos integrativos (biologia térmica, temperatura corporal e perda evaporativa de água), limites críticos (temperatura crítica, TC_{mínima} e TC_{máxima}), temperaturas voluntárias (mínima e máxima), temperaturas preferenciais (mínima, média e máxima) e limites de tolerância térmica (tolerância mínima e

máxima), evidenciando padrões consistentes de viés ambiental na disponibilidade de dados e uma lacuna Hutchinsoniana estruturalmente organizada no espaço climático global.

Análise de agregação filogenética (NRI)

A análise do NRI revelou um padrão de agrupamento filogenético para espécies com dados conhecidos de temperatura corporal (T_{corporal}), temperatura voluntária mínima ($TV_{\text{mín}}$) e tolerância térmica mínima ($Tolerância_{\text{mín}}$), indicando que a disponibilidade desses atributos é filogeneticamente estruturada ($p < 0,05$).

Para a T_{corporal} , a distância filogenética média observada foi inferior à esperada sob o modelo nulo ($MPD_{\text{obs}} = 82,57$; $MPD_{\text{médio}} = 86,49 \pm 1,76$), resultando em um desvio negativo significativo ($Z = -2,23$; $p = 0,023$). De forma semelhante, para a $Tolerância_{\text{mín}}$, o MPD observado foi menor que o esperado ($MPD_{\text{obs}} = 83,57$; $MPD_{\text{médio}} = 87,04 \pm 0,76$), apresentando o maior grau de agrupamento filogenético entre os atributos avaliados ($Z = -4,55$; $p = 0,001$). Para a $TV_{\text{mín}}$, o MPD observado também foi inferior ao esperado ($MPD_{\text{obs}} = 80,67$; $MPD_{\text{médio}} = 86,61 \pm 2,73$), com desvio negativo significativo ($Z = -2,17$; $p = 0,034$).

Em conjunto, esses resultados demonstram que as espécies com informações disponíveis para esses atributos não estão distribuídas aleatoriamente na filogenia, mas concentram-se em determinados clados, evidenciando um viés filogenético na disponibilidade de dados de biologia térmica. Os demais atributos analisados não apresentaram estrutura filogenética significativa, indicando ausência de evidências de agrupamento filogenético para a distribuição das espécies com dados conhecidos (tabela 3).

Tabela 3: Resultados do índice de estrutura filogenética (NRI), baseado na distância filogenética média (MPD), para atributos de biologia térmica de serpentes, comparando espécies com valores conhecidos e desconhecidos. São apresentados o número de táxons (n), a MPD observada (MPD_{obs}), a média e o desvio-padrão da MPD dos modelos nulos ($MPD_{\text{médio}}$, MPD_{dp}), o valor padronizado (Z) e a significância estatística (p), obtidos a partir de 999 permutações.

Atributo	n	MPD_{obs}	$MPD_{\text{médio}}$	MPD_{dp}	MPD_{obsrank}	Z	p
Atributos térmicos	199	87.0164	86.5017	1.2363	641	0.4164	0.641
TP	76	87.7238	86.5156	2.1181	700	0.5704	0.7
TV	97	86.0728	86.4848	1.855	382	-0.2221	0.382
T-corporal	101	82.5715	86.4905	1.7552	23	-2.2327	0.023
TC	84	85.0271	84.9029	1.4173	512	0.0876	0.512
PEA	65	85.0509	86.5019	2.2562	242	-0.6431	0.242

TC-máx	78	84.8733	86.534	2.0135	202	-0.8248	0.202
TC-mín	46	82.667	86.5156	2.756	99	-1.3964	0.099
Tolerância-máx	139	86.3937	87.2736	0.6372	85	-1.3808	0.085
Tolerância-mín	71	83.5715	87.0354	0.7608	1	-4.553	0.001
TV-máx	97	86.0728	86.4893	1.8171	396	-0.2292	0.396
TV-mín	45	80.6676	86.6103	2.7324	34	-2.1748	0.034
TP-máx	45	88.1904	86.5533	2.6944	719	0.6076	0.719
TP-mín	46	88.2368	86.4058	2.7376	723	0.6688	0.723
TP-média	75	87.7342	86.4232	2.0736	714	0.6323	0.714

Análise de estruturação geográfica

A análise de autocorrelação espacial por meio do índice de Moran indicou autocorrelação espacial positiva e estatisticamente significativa para a maioria dos atributos de biologia térmica avaliados (tabela 4), com valores de Moran's I variando entre 0.17 e 0.35. A exceção foi o atributo temperatura voluntária mínima ($TV_{\min}$), que não apresentou autocorrelação espacial significativa ($I = 0.03$, $p = 0.19$), indicando um padrão espacial indistinguível do aleatório. Os padrões mais fortes de agrupamento espacial foram observados para a temperatura preferencial mínima ($TP_{\min}$; $I = 0.345$, $p < 0.001$) e temperatura preferencial máxima ($TP_{\max}$; $I = 0.346$, $p < 0.001$), seguidas pela temperatura preferencial média ($TP_{\text{média}}$; $I = 0.286$, $p < 0.001$), temperatura preferencial geral (TP; $I = 0.284$, $p < 0.001$) e temperatura crítica mínima ($TC_{\min}$; $I = 0.272$, $p < 0.001$). Autocorrelação significativa também foi detectada para a temperatura voluntária (TV; $I = 0.269$, $p < 0.001$), temperatura voluntária máxima ($TV_{\max}$; $I = 0.269$, $p < 0.001$), temperatura corporal (T_{Corporal} ; $I = 0.217$, $p < 0.001$), perda evaporativa de água (PEA; $I = 0.219$, $p < 0.001$), tolerância térmica mínima ($Tolerância_{\min}$; $I = 0.201$, $p < 0.001$), tolerância térmica máxima ($Tolerância_{\max}$; $I = 0.186$, $p < 0.001$) e biologia térmica geral ($I = 0.173$, $p < 0.001$). Para todos os atributos com autocorrelação significativa, os valores observados de Moran's I foram substancialmente superiores ao valor esperado sob aleatoriedade espacial (Expectativa ≈ -0.0013), demonstrando que há uma estruturação espacial no conhecimento térmico das serpentes (tabela 4, figura 4).

Em conjunto, os resultados do índice de Moran indicam que o conhecimento sobre atributos de biologia térmica das serpentes apresenta estruturação espacial não aleatória, com autocorrelação positiva para a maioria dos atributos avaliados. Esse padrão revela a

existência de regiões com concentração de informações contrastando com amplas áreas marcadas por lacunas de conhecimento, enquanto a ausência de autocorrelação significativa para a temperatura voluntária mínima sugere um atributo particularmente subamostrado. Esses resultados fornecem a base para discutir os fatores históricos, geográficos e taxonômicos que moldam a distribuição espacial do conhecimento térmico em serpentes.

Tabela 4: Resultados do teste de autocorrelação espacial (Índice de Moran) aplicado aos atributos de biologia térmica das serpentes. São apresentados, para cada atributo, o valor do Moran's I, o valor esperado sob aleatoriedade espacial (Expectativa), a variância, o desvio-padrão do índice e o valor de p, indicando a intensidade e a significância da estruturação espacial do conhecimento disponível.

Teste de Moran I					
Atributo	Moran I	Expectativa	Variância	Desvio padrão I	p
Biologia térmica	0.172642	-0.001290323	0.001373	4.6949	0.000
TC	0.217172	-0.001290323	0.00137	5.9025	0.000
TC-mín	0.272249	-0.001290323	0.001368	7.3951	0.000
TC-máx	0.226315	-0.001290323	0.00137	6.1502	0.000
TP	0.284214	-0.001290323	0.001367	7.7215	0.000
TP-mín	0.345135	-0.001290323	0.001365	9.3763	0.000
TP-máx	0.345671	-0.001290323	0.001365	9.3909	0.000
TP-média	0.285721	0.001367115	-0.00129	7.7624	0.000
TV	0.269293	-0.001290323	0.001368	7.3168	0.000
TV-mín	0.030415	-0.001290323	0.001355	0.8612	0.195
TV-máx	0.269293	-0.001290323	0.001368	7.3168	0.000
Tolerância-mín	0.200832	-0.001290323	0.00137	5.4603	0.000
Tolerância-máx	0.185726	-0.001290323	0.001371	5.0513	0.000
PEA	0.219238	-0.001290323	0.00137	5.9591	0.000

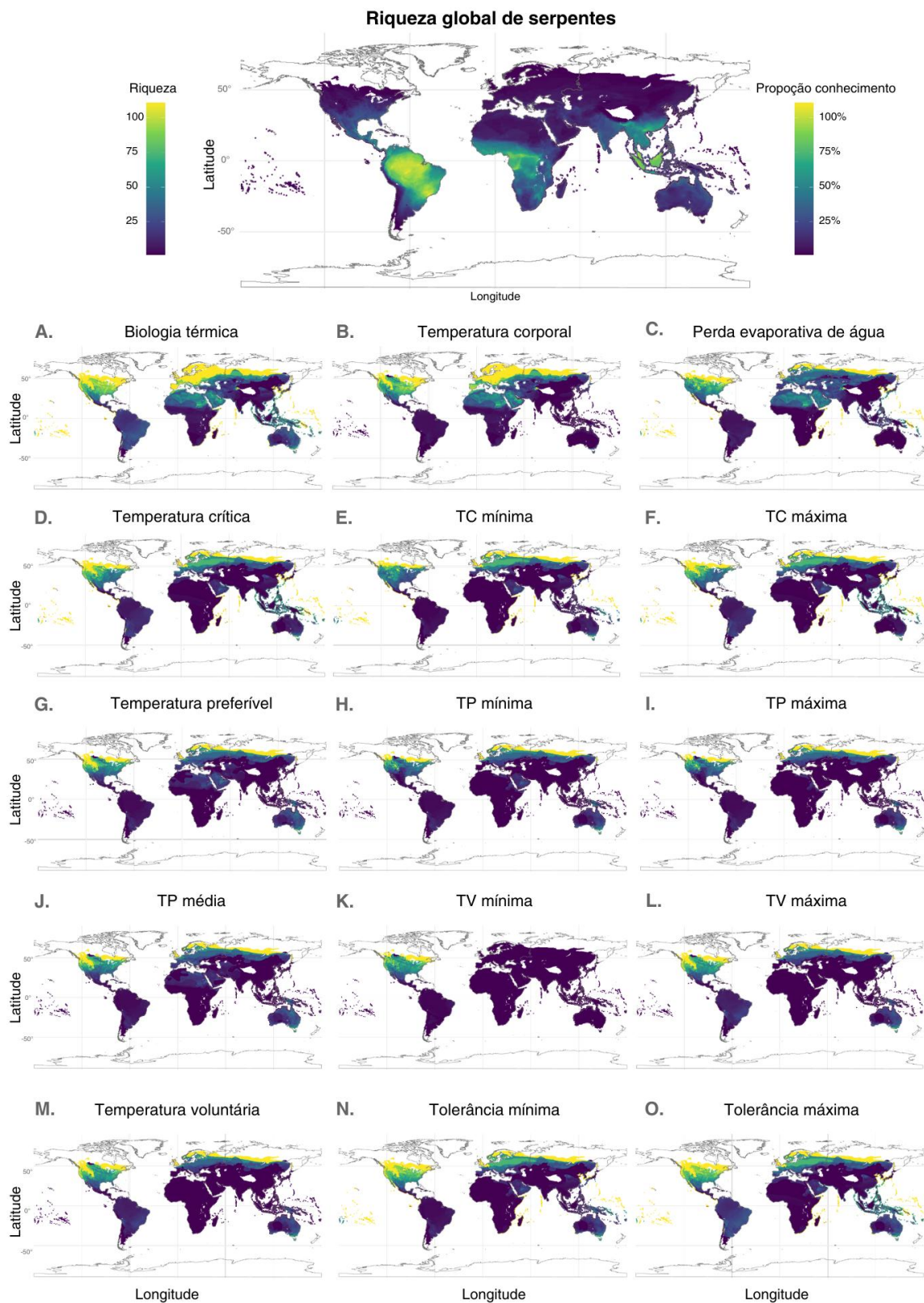


Figura 4: Distribuição global da riqueza de serpentes e da proporção de conhecimento sobre atributos de biologia térmica. O painel superior mostra a riqueza global de espécies, enquanto os painéis inferiores apresentam a proporção de espécies com dados disponíveis para diferentes atributos térmico-fisiológicos: (A) biologia térmica; (B) temperatura corporal; (C) perda evaporativa de água; (D) temperatura crítica; (E) tolerância térmica mínima; (F) tolerância térmica máxima; (G) temperatura preferencial; (H) temperatura preferencial mínima; (I) temperatura preferencial máxima; (J) temperatura preferencial média; (K) temperatura voluntária mínima; (L) temperatura voluntária máxima; (M) temperatura voluntária; (N) tolerância mínima; e (O) tolerância máxima. As cores indicam gradientes de riqueza e de proporção de conhecimento, evidenciando a concentração de dados em regiões temperadas e lacunas extensas em áreas tropicais.

Análise da comparação climática entre períodos

Os resultados apontam que até o final do século (2100) haverá um declínio progressivo e estatisticamente significativo na frequência de ocorrência dos tipos climáticos ao longo dos cenários futuros, onde ocorrerá um deslocamento progressivo da frequência de climas com intensificação da redução em cenários mais distantes no tempo dentro da distribuição espacial das serpentes ($p > 0.05$) (Figura 4). A análise também indicou diferenças significativas na frequência de ocorrência dos tipos climáticos entre os cenários. Em relação ao cenário Presente, observou-se uma redução na frequência média esperada nos cenários futuros em 2040 ($\beta = -0.0422$; $z = -2.03$; $p = 0.042$), em 2070 ($\beta = -0.07129$; $z = -3.445$; $p = 0.0005$), e em 2100 ($\beta = -0.12524$; $z = -6.099$; $p = 0.0005$). Isso sugere um declínio gradual na ocorrência dos tipos climáticos ao longo do tempo, intensificando-se em cenários mais distantes no futuro (tabela 5). Além disso, observa-se que até o final dos três períodos analisados, as serpentes poderão estar sujeitas a climas novos os quais não existem dentro de sua distribuição geográfica atualmente (figura 5).

Tabela 5: Resultados da análise por modelos lineares generalizados (GLM) que avaliam as diferenças na frequência de ocorrência dos diferentes tipos climáticos dentro da distribuição das serpentes, comparando o clima do período atual com as projeções para 2040, 2070 e 2100 sob o cenário SSP5-8.5. Os símbolos indicam os níveis de significância estatística de p^{***} ($\leq 0,001$) e * ($\leq 0,01$).

GLM: Frequência ~ Períodos				
Período	β	σ	valor z	p
Intercepto	1.61729	0.01479	109.314	***
Presente - 2040	-0.0422	0.02079	-2.03	*
Presente - 2070	-0.07129	0.0207	-3.445	***
Presente - 2100	-0.12524	0.02053	-6.099	***

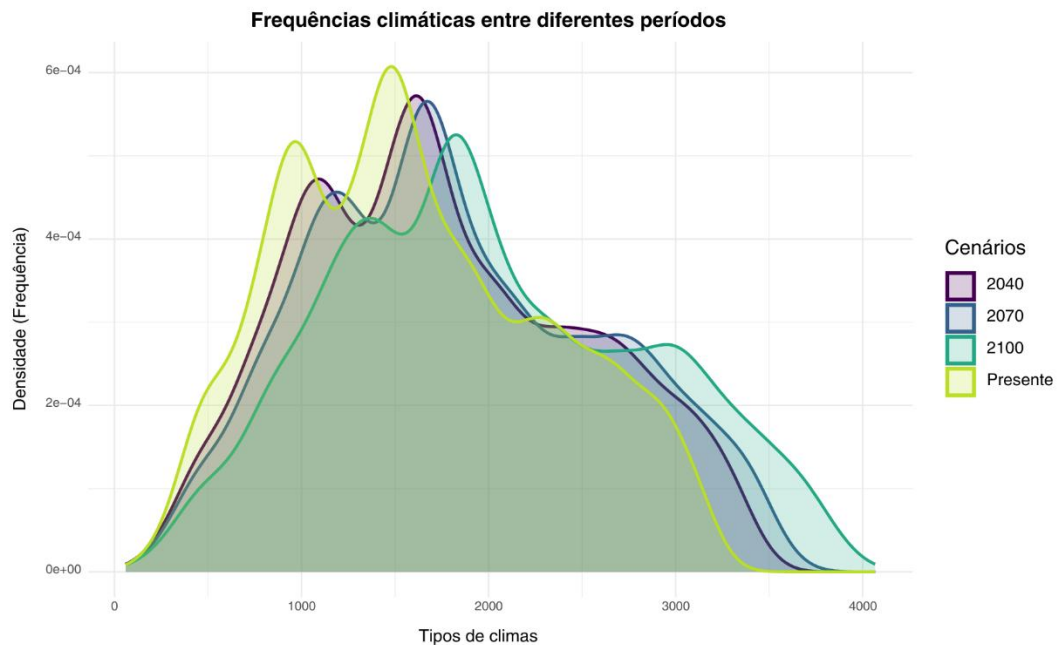


Figura 5: Distribuição da densidade de frequência dos tipos climáticos dentro do espaço de distribuição geográfico das serpentes ao longo de diferentes períodos temporais até o final do século (Presente, 2040, 2070 e 2100). As curvas representam estimativas de densidade que permitem comparar mudanças na frequência relativa dos climas entre cenários atuais e futuros. Observa-se um deslocamento progressivo das distribuições ao longo do gradiente climático, com alterações na forma e na posição das curvas nos cenários futuros, especialmente em 2070 e 2100, indicando mudanças na disponibilidade e na representatividade relativa dos tipos climáticos ao longo do tempo.

4 DISCUSSÃO

O conhecimento disponível sobre atributos de biologia térmica de serpentes é limitado, desigual e fortemente enviesado, evidenciando a existência de uma lacuna Hutchinsoniana estruturada na filogenia, espaço climático e geográfico. Embora tenham sido identificadas 203 espécies com pelo menos um atributo térmico descrito, esses dados estão concentrados em um subconjunto restrito da filogeneticamente e do espaço climático e geográfico ocupado pelo grupo, refletindo vieses históricos, geográficos e metodológicos na produção do conhecimento. As espécies com dados disponíveis ocupam predominantemente ambientes mais frios e secos, não representando total variabilidade climática de forma aleatória nem abrangente o nicho climático total das serpentes. O viés varia entre diferentes tipos de atributos, sendo particularmente acentuado para aqueles associados a limites térmicos mínimos (e.g., $TC_{\min}$, $TV_{\min}$, tolerância térmica mínima e PEA), que apresentaram as menores sobreposições de nicho e os padrões mais fortes de agregação filogenética. Em contraste, atributos mais amplamente mensurados, como temperaturas voluntárias e tolerâncias térmicas máximas, exibiram maior sobreposição climática, embora ainda insuficiente para representar adequadamente o nicho das serpentes. Adicionalmente, a projeção de cenários climáticos futuros indica uma redução progressiva na frequência dos tipos climáticos atualmente ocupados, sugerindo que as lacunas de conhecimento identificadas podem comprometer ainda mais nossa capacidade de compreender e prever as respostas das serpentes às mudanças climáticas globais.

Existe uma estrutura filogenética evidente na disponibilidade de dados para atributos relacionados à tolerância térmica mínima e à temperatura corporal. O viés taxonômico é amplamente documentado na pesquisa em biodiversidade e reflete o fato de que certos grupos taxonômicos tendem a ser desproporcionalmente mais estudados do que outros, em função de diferenças em financiamento, facilidade de amostragem, disponibilidade de especialistas e diversidade de espécies (Bonnet et al., 2002; De Siracusa et al., 2020; Hortal et al., 2015; Troudet et al., 2017). De modo geral, a pesquisa científica sobre serpentes concentra-se predominantemente em representantes das famílias Pythonidae, Colubridae e Viperidae, enquanto grupos de menor diversidade e menor visibilidade, como as cobras cegas

(Scolophoridae), permanecem amplamente sub-representados na literatura. Além disso, esses estudos apresentam um forte viés geográfico, com maior esforço de investigação concentrado na Europa e, sobretudo, nas Américas, onde a produção científica sobre serpentes é significativamente mais intensa do que em outras regiões do mundo (Guedes et al., 2023; Shine & Elphick, 2023).

De maneira análoga, os nossos resultados demonstram que os atributos relacionados à tolerância térmica mínima e a temperatura corporal também estão filogeneticamente estruturados na disponibilidade de dados, indicando um viés filogenético no conhecimento da biologia térmica das serpentes. Das 29 famílias de serpentes incluídas neste estudo, apenas 8 apresentam ao menos um atributo relacionado à tolerância térmica mínima descrito. Entre os diferentes atributos associados à tolerância mínima ($TC_{\min}$, $TP_{\min}$, $TV_{\min}$), os registros concentram-se exclusivamente nas famílias Colubridae, Viperidae e Elapidae, que são as únicas a apresentar descrições para esses atributos. Em particular, a informação sobre $TC_{\min}$ encontra-se restrita a essas três famílias. Esse padrão evidencia um forte viés taxonômico no conhecimento da tolerância térmica mínima em serpentes, com a disponibilidade de dados limitada a poucos clados que são tradicionalmente mais representados em diferentes investigações em serpentes, como Colubridae, Viperidae e Elapidae (Shine & Elphick, 2023). Esses resultados indicam que o conhecimento sobre a tolerância térmica mínima das serpentes reflete o mesmo padrão de concentração observado nos grupos mais investigados da literatura herpetológica. Tal viés está associado a fatores históricos e geográficos que moldaram a pesquisa em termorregulação, sobretudo à maior disponibilidade de recursos, infraestrutura e tradição científica concentradas na Europa e nas Américas (Shine & Elphick, 2023).

Além disso, historicamente, espécies das famílias Colubridae e Viperidae são modelos em pesquisas relacionadas a termorregulação (Taylor et al., 2021b) visto que essas famílias apresentam uma grande riqueza e abundância de espécies nessas localidades (Shine & Elphick, 2023; Figueroa et al., 2016; Alfaro & Arnold, 2001; Perry et al., 2018). Por exemplo, *Thamnophis sirtalis* e *T. elegans* (Natricidae) figuram entre as serpentes mais estudadas, com décadas de dados sobre temperaturas preferenciais, temperaturas corporais e limites térmicos (Cox et al., 2023; Gangloff et al., 2016; Giacometti et al., 2021; Hughes et al., 2019), enquanto viperídeos como *Crotalus* e *Vipera* têm sido amplamente utilizados

como modelos de ectotermos de grande porte ou adaptados a ambientes frios para investigar limites térmicos e respostas às mudanças climáticas (Crowell et al., 2021; Figueroa-Huitrón et al., 2019, 2024; Mizsei et al., 2024). Além disso, em regiões temperadas, répteis como as serpentes estão sujeitos a intensas restrições térmicas sazonais e diárias, de modo que a sobrevivência, a fenologia e os limites de distribuição estão fortemente associados às tolerâncias térmicas mínimas, como o $TC_{\min}$ (Elmberg et al., 2024; Gabriel Blouin-Demers, 2001; Rowe et al., 2022). Consequentemente, a maior disponibilidade desses dados nessas regiões, impulsionada pela necessidade de compreender como o clima influencia a vulnerabilidade e a distribuição dos ectotérmicos (Andersen et al., 2015; Bujan et al., 2020; Troia, 2023), contribui para a concentração do conhecimento e para a surgimento de vieses tanto geográficos quanto filogenéticos.

O conhecimento sobre os atributos de biologia térmica no espaço ambiental é enviesado e não representa o nicho climático das espécies. De modo geral, investigações macroecológicas têm se concentrado predominantemente no espaço geográfico, apesar de muitas hipóteses serem formuladas a partir de relações ambientais (Graham et al., 2025). Essa ênfase limita a identificação de fatores ambientais subjacentes e de condições climáticas raras, reforçando a necessidade de análises explícitas no espaço ambiental (Graham et al., 2025). Nesse contexto, apenas cerca de 1% da variabilidade climática global é representada em regiões intensamente estudadas, deixando porções do espaço ambiental, e as biotas a elas associadas, desconhecidas (García-Roselló et al., 2023).

Os nossos resultados trazem informações similares sobre o conhecimento dos atributos de biologia térmica das serpentes no espaço ambiental. Pois evidenciam que também há extensas porções do espaço climático ocupado pelas serpentes permanecem completamente desprovidas de conhecimento sobre atributos de biologia térmica (figura 3, tabela 2). Esse padrão é particularmente acentuado nos limites térmicos mínimos ($TC_{\min}$ e $TV_{\min}$) como também em temperaturas preferenciais e temperaturas corporais, que exibem os menores valores de sobreposição, indicando um forte viés do conhecimento desses atributos no espaço ambiental, evidenciando uma lacuna substancial em condições climáticas associadas a regiões tropicais. Isso ocorre porque a maior parte dos dados disponíveis provém de espécies de regiões temperadas.

A existência desse viés geográfico, proporciona o surgimento de um viés do conhecimento desses atributos no espaço ambiental. Visto que os climas nessas regiões se tendem a serem semelhantes e se repetir em diferentes áreas geográficas, especialmente entre zonas temperadas da América do Norte e do Sul (Paruelo et al., 1995). Há uma sobreposição substancial em temperatura média anual, regimes de precipitação e sazonalidade, de modo que climas de determinados biomas de um continente são representados no outro (Paruelo et al., 1995). Além disso, a distância geográfica entre fragmentos de climas semelhantes diminui com o aumento da latitude, apresentando um grau de conectividade climática em regiões temperadas (Coelho et al., 2023). Dessa maneira, embora os dados de biologia térmica, em destaque aos atributos de tolerância mínima, provenham de diferentes regiões geográficas, eles podem representar repetidamente condições climáticas semelhantes no espaço ambiental. Isso implica que a expansão da amostragem no espaço geográfico não necessariamente se traduz em uma ampliação equivalente da cobertura no espaço ambiental, uma vez que climas análogos podem estar distribuídos em áreas geograficamente distintas porém se enquadrarem na mesma célula climática, o que expressa a dualidade de Hutchinson (Colwell & Rangel, 2009). Consequentemente, porções específicas do espaço climático ocupado pelas serpentes permanecem sistematicamente sub-representadas, especialmente aquelas associadas a regiões tropicais que, apesar de apresentarem elevada riqueza de espécies (Roll et al., 2017), ainda dispõem de pouca informação sobre atributos térmico-fisiológicos para o grupo (Díaz Ricarte, 2022). Isso contribui para a existência de um viés ambiental do conhecimento disponível e para a estruturação da lacuna Hutchinsoniana.

Além de ambientalmente enviesado, o conhecimento sobre atributos térmico-fisiológicos das serpentes é fortemente enviesado e estruturado no espaço geográfico. Nossos resultados demonstram que maioria dos atributos de biologia térmica apresentam alta autocorrelação espacial, demonstrando que existe uma agregação das distribuições das espécies de serpentes com conhecimento disponível sobre a biologia térmica (figura 4). Nossos resultados refletem o mesmo padrão reconhecido que existe desigualdade global na produção científica, na qual infraestrutura de pesquisa, financiamento e tradição acadêmica estão fortemente concentrados em regiões de clima temperado, apresentando maior proporção de conhecimento especialmente na Europa, América do Norte e Austrália para todos os atributos (Amano & Sutherland, 2013; Shine & Elphick, 2023; Tydecks et al.,

2018). Como consequência, as espécies em que suas distribuições estão dentro dessas áreas geograficamente tendem a concentrar maior disponibilidade de dados, enquanto extensas regiões tropicais, as quais apresentam uma maior riqueza de espécies de serpentes permanecem sistematicamente sub-representadas.

Entretanto, a estruturação espacial do conhecimento não é uniforme entre os diferentes atributos térmico-fisiológicos, sugerindo que a localização geográfica também influencia quais atributos da biologia térmica são de maior interesse. Atributos relacionados às tolerâncias térmicas máximas ($TC_{máx}$, $TV_{máx}$ e $TP_{máx}$) apresentam maior disponibilidade de dados em regiões tropicais específicas, com destaque para a América do Sul, especialmente o Brasil (Figura 4). Isso pode estar associado com a presença de centros de pesquisa especializados em herpetologia e fisiologia térmica, como o Instituto Butantan e a universidades com especialistas no táxon, e ao crescente interesse em avaliar os efeitos do aquecimento global sobre ectotérmicos tropicais. A riqueza de espécies de répteis deverá diminuir significativamente ao longo do tempo, tanto em escala global quanto na maioria das regiões zoogeográficas, com as maiores reduções previstas para o Brasil, Austrália e África do Sul, uma vez que pequenas elevações de temperatura nos trópicos podem reduzir de forma desproporcional a aptidão de ectotérmicos, que vivem próximos de seus limites térmicos, aumentando o risco de declínios populacionais e extinções em regiões de elevada diversidade (Biber et al., 2023; Deutsch et al., 2008).

Em contraste, os dados sobre perda de água evaporativa concentram-se predominantemente no Hemisfério Norte, especialmente em regiões áridas e semiáridas do norte da África e do Oriente Médio, onde a aridez exerce forte influência sobre a distribuição das espécies, moldando padrões de diversidade ecológica e trajetórias evolutivas (Cox & Cox, 2015). Nesses ambientes, o estresse hídrico atua como um filtro ecológico dominante, historicamente orientando pesquisas fisiológicas voltadas à desidratação e às estratégias de economia de água em répteis (Bentley & Schmidt-Nielsen, 1966; Bradshaw, 1986). Além disso, esse atributo adquire relevância no contexto das mudanças climáticas, uma vez que o aumento das temperaturas e a intensificação da aridez elevam o estresse hídrico enfrentado por animais terrestres (Lucchini et al., 2025; Wu et al., 2025). Por fim, atributos associados às tolerâncias térmicas mínimas são mais amplamente documentados em regiões temperadas da Europa e América do Norte, onde o frio impõe restrições severas à atividade,

sobrevivência e distribuição das serpentes, tornando o estresse térmico por baixas temperaturas um foco clássico de investigação fisiológica (Sinervo et al., 2010; Sunday et al., 2011) (ver figura 4). Em conjunto, esses padrões sugerem que a distribuição espacial do conhecimento térmico em serpentes não reflete apenas processos ecológicos subjacentes, mas emerge da interação entre filtros ambientais regionais e vieses históricos e institucionais da produção científica, evidenciando o caráter profundamente multifacetado e espacialmente estruturado da lacuna Hutchinsoniana.

As mudanças climáticas projetam a exposição das serpentes a condições climáticas não análogas, mesmo sem deslocamento de sua distribuição geográfica atual. Modelagens futuras apontam que serpentes associadas a ambientes abertos devem experimentar ganhos de adequabilidade climática até o final do século, enquanto espécies de florestas fechadas apresentam maior vulnerabilidade, com perdas consistentes de condições climaticamente favoráveis (Figueroa-Huitrón et al., 2024; Lourenço-de-Moraes et al., 2019; Martinez et al., 2024). Nesse contexto, observa-se ao longo do século um rearranjo nas frequências das condições climáticas, no qual a expansão de determinados tipos climáticos ocorre com redução de outros, expondo as serpentes a condições ambientais inéditas (tabela 5, figura 5). Nesse contexto, o surgimento de climas não análogos e o rearranjo das frequências climáticas ao longo da distribuição das serpentes tornam-se importantes sobe uma perspectiva de lacunas e vieses no conhecimento sobre atributos térmicos, os quais comprometem avaliações realistas da vulnerabilidade das espécies às mudanças climáticas.

Embora atributos térmicos em ectotérmicos tenham sido tradicionalmente compreendidos atributos conservados evolutivamente, atuais evidências apresentam que esses atributos podem ter padrões mais complexos de variação e divergência ao longo da história evolutiva (Bodensteiner et al., 2021; Diaz-Ricaurte et al., 2025). Víboras-de-fosseta sul-americanas (e.g. *Bothrops* sp., conhecidas como jararacas) exibem valores máximos voluntários semelhantes entre habitats, independentemente da filogenia, indicando fraco conservadorismo de nicho climático e baixa pressão seletiva sobre $TV_{máx}$ (Diaz-Ricaurte et al., 2025). De forma consistente, atributos fisiológicos térmicos podem divergir em múltiplas escalas filogenéticas, indicando maior flexibilidade evolutiva, embora a evolução seja mais lenta na extremidade quente da curva de desempenho térmico (Bodensteiner et al., 2021). Nesse contexto, torna-se fundamental caracterizar atributos de biologia térmica em regiões e

táxons sub-amostrados, pois isso permite compreender esses traços em um contexto filogenético, identificar restrições evolutivas, pequenas variações locais, padrões de conservação e potenciais respostas adaptativas a cenários climáticos futuros (Buckley et al., 2018; Herrando-Pérez et al., 2023; Huey et al., 2012). Sendo assim, é possível realizar integração desses atributos em modelos biofísicos, possibilitará inferir como as condições ambientais futuras afetarão as em temperaturas corporais, considerando características fisiológicas e interações com microclimas, podendo fornecer previsões mecanísticas mais realistas sobre a persistência das serpentes frente às mudanças climáticas globais (Kearney et al., 2009, 2021).

5 CONCLUSÃO

Em síntese, o conhecimento disponível sobre atributos de biologia térmica das serpentes é limitado, desigual e fortemente enviesado, apresentando uma lacuna Hutchinsoniana estruturada filogeneticamente, ambientalmente e geograficamente. Os dados existentes concentram-se em um subconjunto restrito de espécies, famílias e regiões, refletindo vieses históricos, geográficos e metodológicos, com maior cobertura para atributos relacionados a tolerâncias térmicas máximas e mínima em famílias amplamente estudadas, como Colubridae, Viperidae e Elapidae, e regiões temperadas da Europa e América do Norte. Em contraste, porções significativas do espaço climático, especialmente em regiões tropicais de elevada diversidade, permanecem sub-representadas, o que limita a compreensão do nicho térmico completo das serpentes. Esse viés multidimensional também impacta a previsão de respostas às mudanças climáticas, já que a exposição futura a condições não análogas pode afetar a adequabilidade climática das espécies de maneira desigual. Assim, a ampliação do conhecimento sobre atributos térmicos em táxons e regiões sub-amostradas é essencial para avaliar restrições evolutivas, padrões de conservação e respostas adaptativas, permitindo previsões mecanísticas mais robustas sobre a vulnerabilidade e persistência das serpentes frente às mudanças climáticas globais.

6 MATERIAL SUPLEMENTAR

Table S1. Agrupamento de variáveis bioclimáticas com base na colinearidade (VIF). Os sete grupos reúnem variáveis correlacionadas, sendo que valores elevados de VIF indicam maior multicolinearidade. Esse procedimento foi utilizado para identificar redundâncias e orientar a seleção de preditores menos correlacionados nas análises.

Grupo	Variável bioclimática	VIF
1	BIO1: Temperatura média anual do ar próxima à superfície	416,576
	BIO5: Temperatura máxima média diária do ar próxima à superfície no mês mais quente	17,534
	BIO6: Temperatura mínima média diária do ar próxima à superfície no mês mais frio	77,983
	BIO8: Temperatura média diária do ar próxima à superfície no trimestre mais úmido	11,675
	BIO9: Temperatura média diária do ar próxima à superfície no trimestre mais seco	15,587
	BIO10: Temperatura média diária do ar próxima à superfície no trimestre mais quente	103,820
	BIO11: Temperatura média diária do ar próxima à superfície no trimestre mais frio	358,894
2	BIO2: Amplitude térmica média diária do ar próxima à superfície	1,000
3	BIO3: Isotermalidade	1,000
4	BIO4: Sazonalidade da temperatura	7,244
	BIO7: Amplitude anual da temperatura média diária do ar próxima à superfície	7,244
5	BIO12: Precipitação anual	6,361
	BIO13: Precipitação do mês mais úmido	77,066
	BIO16: Precipitação média mensal do trimestre mais úmido	98,741
	BIO18: Precipitação média mensal do trimestre mais quente	2,475
6	BIO14: Precipitação do mês mais seco	136,519
	BIO17: Precipitação média mensal do trimestre mais seco	145,668
	BIO19: Precipitação média mensal do trimestre mais frio	2,393
7	BIO15: Sazonalidade da precipitação	1,000

Tabela S3. Contribuição percentual de cada variável bioclimática para os sete componentes principais (PCs) obtidos na Análise de Componentes Principais (PCA). Valores mais elevados indicam maior influência da variável no respectivo componente. As variáveis incluem amplitude térmica média diária (BIO2), isotermalidade (BIO3), sazonalidade da temperatura (BIO4), temperatura média do trimestre mais úmido

(BIO8), sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais quente (BIO18) e precipitação do trimestre mais frio (BIO19).

Variável	COMP1	COMP2	COMP3	COMP4	COMP5	COMP6	COMP7
BIO2	16.26456	0.153639	25.92986	1.720609	33.31851	6.102217	16.5106
BIO3	14.15937	0.869734	46.01491	0.031111	1.778671	1.034995	36.11121
BIO4	19.80284	12.45328	11.03706	0.139472	12.39185	1.731149	42.44435
BIO8	1.457643	45.57184	7.88129	20.46617	23.86871	0.473103	0.281239
BIO15	13.49724	25.03675	1.443263	3.386156	21.35276	30.95223	4.331598
BIO18	15.86042	2.024279	7.645164	64.63344	7.284694	2.526629	0.025365
BIO19	18.95793	13.89048	0.048448	9.623037	0.0048	57.17967	0.295635

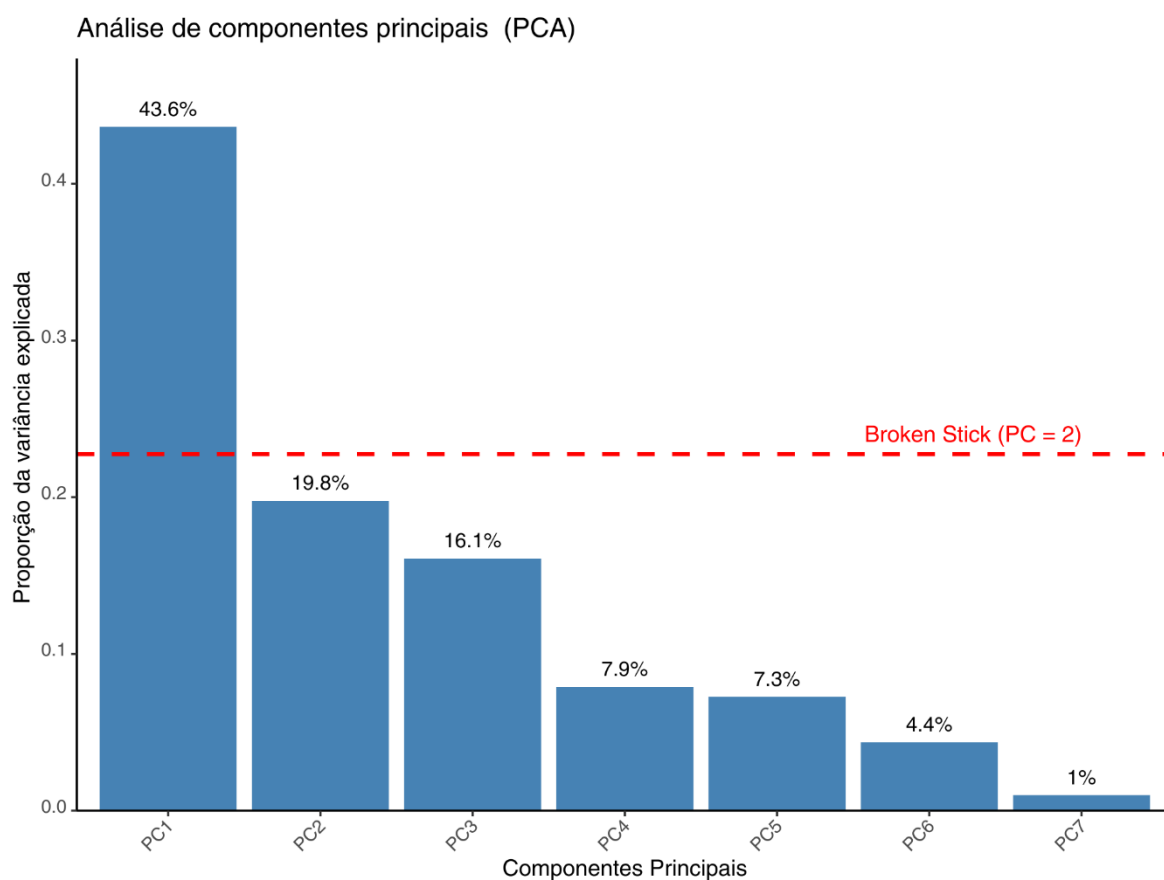


Figura S1: Gráfico do critério Broken Stick aplicado aos componentes principais. Os dois primeiros eixos (PC1 = 43,6% e PC2 = 19,8%) superam o valor esperado pelo modelo Broken Stick (linha vermelha), indicando que apenas estes componentes retêm variância explicativa acima do que seria obtido ao acaso e, portanto, são os mais informativos da PCA.

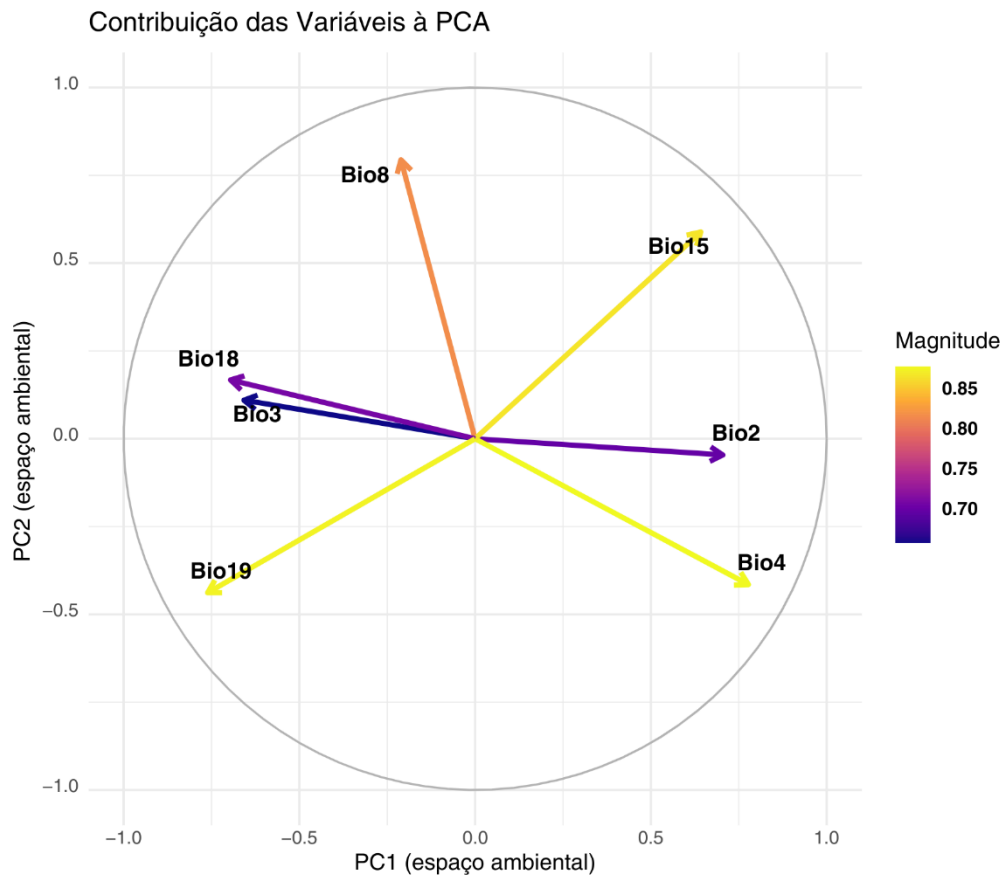


Figura S2. Círculo de correlação da ACP mostrando a contribuição das variáveis bioclimáticas. BIO4, BIO15 e BIO19 apresentam a maior influência, com a BIO19 orientada em sentido oposto às variáveis positivamente associadas ao CP1. BIO3 e BIO18 estão correlacionadas no lado negativo do CP1, enquanto a BIO8 contribui principalmente para o CP2, indicando um gradiente ambiental distinto.

REFERÊNCIAS

- Alexander, G. J., Mitchell, D., & Hanrahan, S. A. (1999). Wide Thermal Tolerance in the African Elapid, *Hemachatus haemachatus*. *Journal of Herpetology*, 33(1), 164. <https://doi.org/10.2307/1565562>;
- Amano, T., & Sutherland, W. J. (2013). Four barriers to the global understanding of biodiversity conservation: Wealth, language, geographical location and security. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122649. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2649>;
- Andersen, J. L., Manenti, T., Sørensen, J. G., MacMillan, H. A., Loeschcke, V., & Overgaard, J. (2015). How to assess *Drosophila* cold tolerance: Chill coma temperature and lower lethal temperature are the best predictors of cold distribution limits. *Functional Ecology*, 29(1), 55–65. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12310>;
- Angilletta, M. J., Bennett, A. F., Guderley, H., Navas, C. A., Seebacher, F., & Wilson, R. S. (2006). Coadaptation: A Unifying Principle in Evolutionary Thermal Biology. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(2), 282–294. <https://doi.org/10.1086/499990>;
- Bedford, G. S., & Christian, K. A. (1999). Standard metabolic rate and preferred body temperatures in some Australian pythons. *Australian Journal of Zoology*, 46(4), 317–328. <https://doi.org/10.1071/ZO98019>;
- Bennett, J. M., Calosi, P., Clusella-Trullas, S., Martínez, B., Sunday, J., Algar, A. C., Araújo, M. B., Hawkins, B. A., Keith, S., Kühn, I., Rahbek, C., Rodríguez, L., Singer, A., Villalobos, F., Ángel Olalla-Tárraga, M., & Morales-Castilla, I. (2018). GlobTherm, a global database on thermal tolerances for aquatic and terrestrial organisms. *Scientific Data*, 5(1), 180022. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.22>;
- Bentley, P. J., & Schmidt-Nielsen, K. (1966). Cutaneous Water Loss in Reptiles. *Science*, 151(3717), 1547–1549. <https://doi.org/10.1126/science.151.3717.1547>;
- Biber, M. F., Voskamp, A., & Hof, C. (2023). Potential effects of future climate change on global reptile distributions and diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 32(4), 519–534. <https://doi.org/10.1111/geb.13646>;
- Bícego, K. C., & Gargaglioni, L. H. (2020). *Fisiologia térmica de vertebrados*. Cultura Acadêmica;
- Bivand, R., Pebesma, E., & Gómez-Rubio, V. (2013). *Applied spatial data analysis with R* (Second edition). Springer;
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P. J., & McCracken, H. A. (2003). A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*). *Journal of Thermal Biology*, 28(4), 331–340. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(03\)00009-3](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(03)00009-3);
- Boakes, E. H., McGowan, P. J. K., Fuller, R. A., Chang-qing, D., Clark, N. E., O'Connor, K., & Mace, G. M. (2010). Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. *PLoS Biology*, 8(6), e1000385. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000385>;
- Bodensteiner, B. L., Agudelo-Cantero, G. A., Arietta, A. Z. A., Gunderson, A. R., Muñoz, M. M., Refsnider, J. M., & Gangloff, E. J. (2021). Thermal adaptation revisited: How

- conserved are thermal traits of reptiles and amphibians? *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 335(1), 173–194. <https://doi.org/10.1002/jez.2414>;
- Bonnet, X., Shine, R., & Lourdais, O. (2002). Taxonomic chauvinism. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(1), 1–3. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02381-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02381-3);
- Borregaard, M. K., & Rahbek, C. (2010). Causality of the Relationship between Geographic Distribution and Species Abundance. *The Quarterly Review of Biology*, 85(1), 3–25. <https://doi.org/10.1086/650265>;
- Bozinovic, F., Calosi, P., & Spicer, J. I. (2011). Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 155–179. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145055>;
- Bradshaw, S. D. (1986). *Ecophysiology of desert reptiles*. Academic Press;
- Brattstrom, B. H. (1965). Body Temperatures of Reptiles. *American Midland Naturalist*, 73(2), 376. <https://doi.org/10.2307/2423461>;
- Brown, J. (2025). *humboldt: Analysis of Species in Environmental Space* (Versão R package version 1.0.0.0420121) [Programa de computador];
- Brown, J. H., & Lasiewski, R. C. (1972). Metabolism of Weasels: The Cost of Being Long and Thin. *Ecology*, 53(5), 939–943. <https://doi.org/10.2307/1934312>;
- Brown, J. L., & Carnaval, A. C. (2019). A tale of two niches: Methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG44158>
- Buckley, L. B., Cannistra, A. F., & John, A. (2018). Leveraging Organismal Biology to Forecast the Effects of Climate Change. *Integrative and Comparative Biology*, 58(1), 38–51. <https://doi.org/10.1093/icb/icy018>;
- Bujan, J., Roeder, K. A., De Beurs, K., Weiser, M. D., & Kaspari, M. (2020). Thermal diversity of North American ant communities: Cold tolerance but not heat tolerance tracks ecosystem temperature. *Global Ecology and Biogeography*, 29(9), 1486–1494. <https://doi.org/10.1111/geb.13121>;
- Caetano, G. H. D. O., Chapple, D. G., Grenyer, R., Raz, T., Rosenblatt, J., Tingley, R., Böhm, M., Meiri, S., & Roll, U. (2022). Automated assessment reveals that the extinction risk of reptiles is widely underestimated across space and phylogeny. *PLOS Biology*, 20(5), e3001544. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001544>;
- Camacho, A., Angilletta, M., & Levy, O. (2023). A Theoretical Thermal Tolerance Function for Ectothermic Animals and Its Implications for Identifying Thermal Vulnerability across Large Geographic Scales. *Diversity*, 15(5), 680. <https://doi.org/10.3390/d15050680>;
- Cardoso, P., Erwin, T. L., Borges, P. A. V., & New, T. R. (2011). The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144(11), 2647–2655. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>;
- Castro-Souza, R. A., Tessarolo, G., Bosco, N. S., Santos, A. D. C., Kempner, A., Marques, T. M. S., Da Costa-Silva, V., Diniz-Filho, J. A. F., & Sobral-Souza, T. (2024). BIODIVERSITY (UN)KNOWLEDGE: A SYSTEMATIZATION OF GAPS, LIMITATIONS, DEFICITS, BIASES, AND NOISE. *Oecologia Australis*, 28(3), 159–177. <https://doi.org/10.4257/oeco.2024.2803.01>;
- Chen, J., & Lewis, O. T. (2024). Limits to species distributions on tropical mountains shift from high temperature to competition as elevation increases. *Ecological Monographs*, 94(1), e1597. <https://doi.org/10.1002/ecm.1597>;

- Christian, K. A., Tracy, Christopher R., & Tracy, C. Richard. (2006). Evaluating Thermoregulation in Reptiles: An Appropriate Null Model. *The American Naturalist*, 168(3), 421–430. <https://doi.org/10.1086/506528>;
- Coelho, M. T. P., Barreto, E., Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F., Wüest, R. O., Bach, W., Skeels, A., McFadden, I. R., Roberts, D. W., Pellissier, L., Zimmermann, N. E., & Graham, C. H. (2023). The geography of climate and the global patterns of species diversity. *Nature*, 622(7983), 537–544. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06577-5>
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19651–19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>;
- Costello, M. J., May, R. M., & Stork, N. E. (2013). Can We Name Earth's Species Before They Go Extinct? *Science*, 339(6118), 413–416. <https://doi.org/10.1126/science.1230318>;
- Cox, C. L., Chung, A. K., Davoll, M. E., DeHart, S. A., Gerardi, S. T., Ly, T. K., Moxley, K., Nipper, P. T., Novak, D. R., Reeves, P. F., Williams, B. J., & Logan, M. L. (2023). A diminutive snake species can maintain regional heterothermy in both homogeneous and heterogeneous thermal environments. *Journal of Experimental Biology*, 226(11), jeb245380. <https://doi.org/10.1242/jeb.245380>;
- Cox, C. L., & Cox, R. M. (2015). Evolutionary shifts in habitat aridity predict evaporative water loss across squamate reptiles: BRIEF COMMUNICATION. *Evolution*, 69(9), 2507–2516. <https://doi.org/10.1111/evo.12742>;
- Cox, C. L., Logan, M. L., Bryan, O., Kaur, D., Leung, E., McCormack, J., McGinn, J., Miller, L., Robinson, C., Salem, J., Scheid, J., Warzinski, T., & Chung, A. K. (2018). Do ring-necked snakes choose retreat sites based upon thermal preferences? *Journal of Thermal Biology*, 71, 232–236. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.11.020>;
- Crowell, H. L., King, K. C., Whelan, J. M., Harmel, M. V., Garcia, G., Gonzales, S. G., Maier, P. H., Neldner, H., Nhu, T., Nolan, J. T., & Taylor, E. N. (2021). Thermal ecology and baseline energetic requirements of a large-bodied ectotherm suggest resilience to climate change. *Ecology and Evolution*, 11(12), 8170–8182. <https://doi.org/10.1002/ece3.7649>;
- Cunningham, J. D. (1966). Field Observations on the Thermal Relations of Rattlesnakes. *The Southwestern Naturalist*, 11(1), 140. <https://doi.org/10.2307/3669198>;
- Dawson, W. R. (1975). On the Physiological Significance of the Preferred Body Temperatures of Reptiles. Em D. M. Gates & R. B. Schmerl (Org.), *Perspectives of Biophysical Ecology* (V. 12, p. 443–473). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-87810-7_25;
- De Siracusa, P. C., Gadelha, L. M. R., & Ziviani, A. (2020). New perspectives on analysing data from biological collections based on social network analytics. *Scientific Reports*, 10(1), 3358. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60134-y>;
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>;
- Diaz Ricaurte, J. C. (2022). *Behavioral thermal tolerance: Implications for ecology and conservation of amphibians and reptiles* [Doutorado Direto em Ecologia Aplicada, Universidade de São Paulo]. <https://doi.org/10.11606/T.91.2022.tde-14092022-154441>;

- Díaz-Ricaurte, J. C., Serrano, F. C., Camacho, A., Nogueira, C. D. C., Travaglia-Cardoso, S. R., & Martins, M. (2025). On the Brink of Change? Environmental Drivers of Voluntary Thermal Maximum in South American Pitvipers. *Journal of Biogeography*, 52(1), 66–79. <https://doi.org/10.1111/jbi.15020>;
- Diele-Viegas, L. M., & Rocha, C. F. D. (2018). Unraveling the influences of climate change in Lepidosauria (Reptilia). *Journal of Thermal Biology*, 78, 401–414. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.11.005>;
- Diniz-Filho, J. A. F., Loyola, R. D., Raia, P., Mooers, A. O., & Bini, L. M. (2013). Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 689–695. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.003>;
- Dorcas, M. E., & Peterson, C. R. (1997). Head-Body Temperature Differences in Free-Ranging Rubber Boas. *Journal of Herpetology*, 31(1), 87. <https://doi.org/10.2307/1565333>;
- Elmberg, J., Palmheden, L., Edelstam, C., Hagman, M., & Kärvmö, S. (2024). Climate change-induced shifts in survival and size of the world's northernmost oviparous snake: A 68-year study. *PLOS ONE*, 19(3), e0300363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0300363>;
- Ficetola, G. F., Canedoli, C., & Stoch, F. (2019). The Racovitza impediment and the hidden biodiversity of unexplored environments. *Conservation Biology*, 33(1), 214–216. <https://doi.org/10.1111/cobi.13179>;
- Figueroa-Huitrón, R., Díaz-Martínez, E. F., Méndez de la Cruz, F. R., & Pérez-Mendoza, H. A. (2024). Thermoregulation and activity patterns of three species of snakes with different lifestyles in central Mexico. *Amphibia-Reptilia*, 45(3), 319–332. <https://doi.org/10.1163/15685381-bja10190>;
- Figueroa-Huitrón, R., Pérez-Mendoza, H. A., Vega-Pérez, A. H. D. de la, Méndez-De la Cruz, F. R., & Ochoa-Ochoa, L. M. (2019). The effect of thermal gradient design on the evaluation of thermoregulation in snakes. *Herpetological Journal*, (Volume 29, Number 3), 138–145. <https://doi.org/10.33256/hj29.3.138145>;
- Freedman, D., & Diaconis, P. (1981). On the histogram as a density estimator: L2 theory. *Zeitschrift Für Wahrscheinlichkeitstheorie Und Verwandte Gebiete*, 57(4), 453–476. <https://doi.org/10.1007/BF01025868>;
- Gabriel Blouin-Demers, P. J. W. (2001). THERMAL ECOLOGY OF BLACK RAT SNAKES (ELAPHE OBSOLETA) IN A THERMALLY CHALLENGING ENVIRONMENT. *Ecology*, 82(11), 3025–3043. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082%255B3025](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082%255B3025);
- Gangloff, E. J., Holden, K. G., Telemeco, R. S., Baumgard, L. H., & Bronikowski, A. M. (2016). Hormonal and metabolic responses to upper temperature extremes in divergent life-history ecotypes of a garter snake. *Journal of Experimental Biology*, jeb.143107. <https://doi.org/10.1242/jeb.143107>;
- García-Roselló, E., González-Dacosta, J., & Lobo, J. M. (2023). The biased distribution of existing information on biodiversity hinders its use in conservation, and we need an integrative approach to act urgently. *Biological Conservation*, 283, 110118. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110118>;
- Gaston, K. J. (1991). Body size and probability of description: The beetle fauna of Britain. *Ecological Entomology*, 16(4), 505–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1991.tb00242.x>;

- Gavira, R. S. B. (s. d.). *ermorregulação, balanço hídrico e metabolismo energético de viperídeos Neotropicais (Serpentes: Crotalinae)* [Dissertação de doutorado, Universidade Estadual Paulista (Unesp)]. Recuperado <http://hdl.handle.net/11449/151272>;
- Gent, A. H. (1988). *Movement and dispersion of the smooth snake Coronella austriaca laurenti in relation to habitat* [Doctoral Thesis]. University of Southampton;
- Giacometti, D., Yagi, K. T., Abney, C. R., Jung, M. P., & Tattersall, G. J. (2021). Staying warm is not always the norm: Behavioural differences in thermoregulation of two snake species. *Canadian Journal of Zoology*, 99(11), 974–983. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0135>;
- Graham, C. H., Araujo, M. L., Barreto, E., Dambros, C. S., Diniz-Filho, J. A. F., Zimmermann, N. E., Rangel, T. F., & Coelho, M. T. P. (2025). Biodiversity Patterns Redefined in Environmental Space. *Ecology Letters*, 28(2), e70008. <https://doi.org/10.1111/ele.70008>;
- Guedes, J. J. M., Diniz-Filho, J. A. F., & Moura, M. R. (2024). Macroecological correlates of Darwinian shortfalls across terrestrial vertebrates. *Biology Letters*, 20(7), 20240216. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2024.0216>;
- Guedes, J. J. M., Moura, M. R., & Alexandre F. Diniz-Filho, J. (2023). Species out of sight: Elucidating the determinants of research effort in global reptiles. *Ecography*, 2023(3), e06491. <https://doi.org/10.1111/ecog.06491>;
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I. T., Regan, T. J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T. G., Rhodes, J. R., Maggini, R., Setterfield, S. A., Elith, J., Schwartz, M. W., Wintle, B. A., Broennimann, O., Austin, M., ... Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16(12), 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>;
- Gunderson, A. R., & Stillman, J. H. (2015). Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20150401. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0401>;
- Hailey, A., & Davies, P. M. C. (1988). Activity and thermoregulation of the snake *Natrix maura*. 2. A synoptic model of thermal biology and the physiological ecology of performance. *Journal of Zoology*, 214(2), 325–342. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb04726.x>;
- Harvey, D. S., & Weatherhead, P. J. (2010). Habitat selection as the mechanism for thermoregulation in a northern population of massasauga rattlesnakes (*Sistrurus catenatus*). *Écoscience*, 17(4), 411–419. <https://doi.org/10.2980/17-4-3363>;
- Harvey, D. S., & Weatherhead, P. J. (2011). Thermal ecology of Massasauga Rattlesnakes (*Sistrurus catenatus*) near their northern range limit. *Canadian Journal of Zoology*, 89(1), 60–68. <https://doi.org/10.1139/Z10-094>;
- Heatwole, H., Grech, A., Monahan, J. F., King, S., & Marsh, H. (2012). Thermal Biology of Sea Snakes and Sea Kraits 1. *Integrative and Comparative Biology*, 52(2), 257–273. <https://doi.org/10.1093/icb/ics080>;
- Herrando-Pérez, S., Vieites, D. R., & Araújo, M. B. (2023). Novel physiological data needed for progress in global change ecology. *Basic and Applied Ecology*, 67, 32–47. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.01.002>;

- Hijmans R (2025). *terra: Spatial Data Analysis*. Pacote R versão 1.8-80, <https://CRAN.R-project.org/package=terra>;
- Hortal, J., De Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. (2015). Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 523–549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>;
- Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J. F., Lobo, J. M., & Baselga, A. (2008). Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*, 117(6), 847–858. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16434.x>;
- Huang, S., Chiou, C., Lin, T., Tu, M., Lin, C., & Porter, W. P. (2013). Future advantages in energetics, activity time, and habitats predicted in a high-altitude pit viper with climate warming. *Functional Ecology*, 27(2), 446–458. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12040>;
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Álvarez Pérez, H. J., & Garland, T. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1664), 1939–1948. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>;
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., & Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: Roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1596), 1665–1679. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0005>;
- Hughes, D. F., Delis, P. R., & Meshaka, W. E. (2019). Comparison of Body Temperatures across Physiological States in Syntopic Snake Species (*Thamnophis sirtalis* and *Nerodia sipedon*) from Pennsylvania. *Northeastern Naturalist*, 26(4), 749. <https://doi.org/10.1656/045.026.0406>;
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2024-2, 2024. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em: dez. 2024;
- Jacobson, E. R., & Whitford, W. G. (1970). The effect of acclimation on physiological responses to temperature in the snakes, *thamnophis proximus* and *natrix rhombifera*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 35(2), 439–449. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(70\)90607-9](https://doi.org/10.1016/0010-406X(70)90607-9);
- Jacobson, E. R., & Whitford, W. G. (1971). Physiological Responses to Temperature in the Patch-Nosed Snake, *Salvadora hexalepis*. *Herpetologica*, 27, 289–295;
- Johnson, C. R. (1977). Thermoregulation in pythons. IV Thermoregulation in the Papuan-New Guinean pythons within the genera *Python*, *Liasis* and *Chondropython*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 60(2), 189–195. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1977.tb01026.x>;
- Johnson, N. B., Poulin, R. G., & Somers, C. M. (2022). Thermoregulation by Bullsnares (*Pituophis catenifer sayi*): Do burrows make life easier on the prairies? *Canadian Journal of Zoology*, 100(5), 303–314. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0191>;
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high

- resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>;
- Kearney, M. R., Jupus, M., McGeoch, M. A., Kooijman, S. A. L. M., & Chown, S. L. (2021). Where do functional traits come from? The role of theory and models. *Functional Ecology*, 35(7), 1385–1396. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13829>;
- Kearney, M., Shine, R., & Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10), 3835–3840. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>;
- Laurance, W. F., Carolina Useche, D., Shoo, L. P., Herzog, S. K., Kessler, M., Escobar, F., Brehm, G., Axmacher, J. C., Chen, I.-C., Gámez, L. A., Hietz, P., Fiedler, K., Pyrcz, T., Wolf, J., Merkord, C. L., Cardelus, C., Marshall, A. R., Ah-Peng, C., Aplet, G. H., ... Thomas, C. D. (2011). Global warming, elevational ranges and the vulnerability of tropical biota. *Biological Conservation*, 144(1), 548–557. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.010>;
- Le Galliard, J., Chabaud, C., De Andrade, D. O. V., Brischoux, F., Carretero, M. A., Dupoué, A., Gavira, R. S. B., Lourdais, O., Sannolo, M., & Van Dooren, T. J. M. (2021). A worldwide and annotated database of evaporative water loss rates in squamate reptiles. *Global Ecology and Biogeography*, 30(10), 1938–1950. <https://doi.org/10.1111/geb.13355>;
- Lees, A. C., Rosenberg, K. V., Ruiz-Gutierrez, V., Marsden, S., Schulenberg, T. S., & Rodewald, A. D. (2020). A roadmap to identifying and filling shortfalls in Neotropical ornithology. *The Auk*, 137(4), ukaa048. <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa048>;
- Lillywhite, H. B. (1980). Behavioral Thermoregulation in Australian Elapid Snakes. *Copeia*, 1980(3), 452. <https://doi.org/10.2307/1444521>;
- Lopes-Lima, M., Riccardi, N., Urbanska, M., Köhler, F., Vinarski, M., Bogan, A. E., & Sousa, R. (2021). Major shortfalls impairing knowledge and conservation of freshwater molluscs. *Hydrobiologia*, 848(12–13), 2831–2867. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04622-w>;
- Lourenço-de-Moraes, R., Lansac-Toha, F. M., Schwind, L. T. F., Arrieira, R. L., Rosa, R. R., Terribile, L. C., Lemes, P., Fernando Rangel, T., Diniz-Filho, J. A. F., Bastos, R. P., & Bailly, D. (2019). Climate change will decrease the range size of snake species under negligible protection in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Scientific Reports*, 9(1), 8523. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44732-z>;
- Loz, A. C. S., Diele-Viegas, L. M., & Mott, T. (2022). *Fisiologia térmica de Epictia borapeliotes (Vanzolini, 1996)*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.6867782>;
- Lucchini, N., Martínez-Freiria, F., Freitas, I., Zuazo, O., Dezetter, M., & Lourdais, O. (2025). Hydrothermal physiology and vulnerability to climatic change: Insight from European vipers. *Journal of Thermal Biology*, 129, 104115. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2025.104115>;
- Maag, D. W. (2017). *The Spatial Ecology and Microhabitat Selection of the Pygmy Rattlesnake (Sistrurus miliarius) in Southwestern Missouri*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.29698.15042>;
- Martinez, P. A., Teixeira, I. B. da F., Siqueira-Silva, T., Silva, F. F. B. da, Lima, L. A. G., Chaves-Silveira, J., Olalla-Tárraga, M. Á., Gutiérrez, J. M., & Amado, T. F. (2024). Climate change-related distributional range shifts of venomous snakes: A predictive

- modelling study of effects on public health and biodiversity. *The Lancet Planetary Health*, 8(3), e163–e171. [https://doi.org/10.1016/S2542-5196\(24\)00005-6](https://doi.org/10.1016/S2542-5196(24)00005-6);
- Meiri, S. (2011). Bergmann's Rule – what's in a name? *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 203–207. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00577.x>;
- Meiri, S. (2018). Traits of lizards of the world: Variation around a successful evolutionary design. *Global Ecology and Biogeography*, 27(10), 1168–1172. <https://doi.org/10.1111/geb.12773>;
- Meyer, C., Kreft, H., Guralnick, R., & Jetz, W. (2015). Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications*, 6(1), 8221. <https://doi.org/10.1038/ncomms9221>;
- Meyer, C., Weigelt, P., & Kreft, H. (2016). Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecology Letters*, 19(8), 992–1006. <https://doi.org/10.1111/ele.12624>;
- Michot, T. (1981). *Thermal and Spatial Ecology of Three Species of Water Snakes (Nerodia) in a Louisiana Swamp*. [Doctor of Philosophy, Louisiana State University and Agricultural & Mechanical College]. https://doi.org/10.31390/gradschool_disstheses.3694;
- Mizsei, E., Radovics, D., Rák, G., Budai, M., Bancsik, B., Szabolcs, M., Sos, T., & Lengyel, S. (2024). Alpine viper in changing climate: Thermal ecology and prospects of a cold-adapted reptile in the warming Mediterranean. *Scientific Reports*, 14(1), 18988. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-69378-4>;
- Moran, P. A. P. (1950). Notes on Continuous Stochastic Phenomena. *Biometrika*, 37(1/2), 17. <https://doi.org/10.2307/2332142>;
- Moura, M. R., Ceron, K., Guedes, J. J. M., Chen-Zhao, R., Sica, Y., Hart, J., Dorman, W., Portmann, J. M., Gonzalez-del-Pliego, P., Ranipeta, A., Catenazzi, A., Werneck, F., Toledo, L. F., Upham, N., Tonini, J. F. R., Colston, T. J., Guralnick, R., Bowie, R. C. K., Pyron, R. A., & Jetz, W. (2024). *TetrapodTraits Database* (Versão 1.0.0) [Conjunto de dados]. Zenodo Digital Repository. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.10530618>;
- Moura, M. R., & Jetz, W. (2021). Shortfalls and opportunities in terrestrial vertebrate species discovery. *Nature Ecology & Evolution*, 5(5), 631–639. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01411-5>;
- Mueller, A., & Gienger, C. M. (2019). Comparative thermal ecology of copperheads (*Agkistrodon contortrix*) and cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Thermal Biology*, 79, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.12.009>;
- Muñoz, M. M., & Losos, J. B. (2018). Thermoregulatory Behavior Simultaneously Promotes and Forestalls Evolution in a Tropical Lizard. *The American Naturalist*, 191(1), E15–E26. <https://doi.org/10.1086/694779>;
- Naimi, B., Hamm, N. A. S., Groen, T. A., Skidmore, A. K., & Toxopeus, A. G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography*, 37(2), 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>;
- Nathan, R. (2001). Captive Husbandry and Breeding of Boa Constrictors, *Boa constrictor* spp. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*, 11(2), 30–32. <https://doi.org/10.5818/1529-9651.11.2.30>;
- Paaijmans, K. P., Heinig, R. L., Seliga, R. A., Blanford, J. I., Blanford, S., Murdock, C. C., & Thomas, M. B. (2013). Temperature variation makes ectotherms more sensitive to

- climate change. *Global Change Biology*, 19(8), 2373–2380. <https://doi.org/10.1111/gcb.12240>;
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>;
- Paruelo, J. M., Lauenroth, W. K., Epstein, H. E., Burke, I. C., Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1995). Regional Climatic Similarities in the Temperate Zones of North and South America. *Journal of Biogeography*, 22(4/5), 915. <https://doi.org/10.2307/2845992>
- Pebesma, E., & Bivand, R. (2005). *sp: Classes and Methods for Spatial Data* (p. 2.2-0) [Conjunto de dados]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.sp>;
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press. <http://www.jstor.org/stable/j.ctt7stnh>;
- Piquet, J. C., Maestresalas, B., & López-Darias, M. (2024). Temperature as an effective biosecurity tool against invasive snakes. *Journal of Thermal Biology*, 125, 103978. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103978>;
- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. (Versão 4.3.0) [R]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>;
- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A., & Townsend Peterson, A. (2003). Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426(6968), 837–841. <https://doi.org/10.1038/nature02205>;
- Revell, L. J. (2024). phytools 2.0: An updated R ecosystem for phylogenetic comparative methods (and other things). *PeerJ*, 12, e16505. <https://doi.org/10.7717/peerj.16505>
- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A. M., Bernard, R., Böhm, M., Castro-Herrera, F., Chirio, L., Collen, B., Colli, G. R., Dabool, L., Das, I., Doan, T. M., Grismer, L. L., Hoogmoed, M., Itescu, Y., Kraus, F., LeBreton, M., ... Meiri, S. (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology & Evolution*, 1(11), 1677–1682. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0332-2>;
- Ronquillo, C., Alves-Martins, F., Mazimpaka, V., Sobral-Souza, T., Vilela-Silva, B., G. Medina, N., & Hortal, J. (2020). Assessing spatial and temporal biases and gaps in the publicly available distributional information of Iberian mosses. *Biodiversity Data Journal*, 8, e53474. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e53474>;
- Roseno, R. S., Filho, L. M. C., Diele-Viegas, L. M., Solé, M., & Argôlo, A. J. S. (2023). *Is it Getting Hot in Here? Warming Tolerance in Pseudoboini Snakes in Bahia State, Brazil*. SSRN. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4490122>;
- Row, J. R., & Blouin-Demers, G. (2006). Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, habitat use, and behaviour in milk snakes. *Oecologia*, 148(1), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0350-7>;
- Rowe, J. W., Goerge, T. M., Martin, C. E., & Mulligan, W. P. (2022). Thermal ecology of Northern Water Snakes (*Nerodia sipedon*) in a northern wetland in central Michigan. *Journal of Thermal Biology*, 105, 103204. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2022.103204>;
- Rubalcaba, J. G., Gouveia, S. F., & Olalla-Tárraga, M. A. (2019). A mechanistic model to scale up biophysical processes into geographical size gradients in ectotherms. *Global Ecology and Biogeography*, 28(6), 793–803. <https://doi.org/10.1111/geb.12893>;

- Saint Girons, H. (1978). Thermorégulation comparée des vipères d'Europe étude biotéléométrique. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 3, 417–440;
- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats. *Ecology*, 51(3), 408–418. <https://doi.org/10.2307/1935376>;
- Scott, J. R., Tracy, C. R., & Pettus, D. (1982). A Biophysical Analysis of Daily and Seasonal Utilization of Climate Space by a Montane Snake. *Ecology*, 63(2), 482–493. <https://doi.org/10.2307/1938965>;
- Shine, R., & Elphick, M. J. (2023). When, Where, and Why Has Research Been Conducted on Snakes? *Journal of Herpetology*, 57(2). <https://doi.org/10.1670/22-054>;
- SILVA, I. C. M. (2023). *Diversidade morfológica e molecular e fisiologia térmica das cobras-corais de Alagoas (Micrurus ibiboboca MERREM, 1820)* [Trabalho de conclusão de curso Bacharelado em Ciências Biológicas]. Universidade Federal de Alagoas;
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De La Riva, I. J., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Ibargüengoytia, N., Puntriano, C. A., Massot, M., ... Sites, J. W. (2010). Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>;
- Slatyer, R. A., Hirst, M., & Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16(8), 1104–1114. <https://doi.org/10.1111/ele.12140>;
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>;
- Stewart, G. R. (1965). Thermal ecology of the garter snakes *Thamnophis sirtalis concinnus* (Hallowell) and *Thamnophis ordinoides* (Baird and Girard). *Herpetologica*, 21(2), 81–102;
- Strong, D. R., & Hutchinson, G. E. (1979). An Introduction to Population Ecology. *Journal of Biogeography*, 6(2), 201. <https://doi.org/10.2307/3038052>;
- Stropp, J., Ladle, R. J., M. Malhado, A. C., Hortal, J., Gaffuri, J., H. Temperley, W., Olav Skøien, J., & Mayaux, P. (2016). Mapping ignorance: 300 years of collecting flowering plants in Africa. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1085–1096. <https://doi.org/10.1111/geb.12468>;
- Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. (2011). Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1713), 1823–1830. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1295>;
- Sunday, J. M., Bates, A. E., Kearney, M. R., Colwell, R. K., Dulvy, N. K., Longino, J. T., & Huey, R. B. (2014). Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(15), 5610–5615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>;
- Taylor, E. N., Diele-Viegas, L. M., Gangloff, E. J., Hall, J. M., Halpern, B., Massey, M. D., Rödder, D., Rollinson, N., Spears, S., Sun, B., & Telemeco, R. S. (2021a). The thermal ecology and physiology of reptiles and amphibians: A user's guide. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 335(1), 13–44. <https://doi.org/10.1002/jez.2396>;

- Taylor, E. N., Diele-Viegas, L. M., Gangloff, E. J., Hall, J. M., Halpern, B., Massey, M. D., Rödder, D., Rollinson, N., Spears, S., Sun, B., & Telemeco, R. S. (2021b). The thermal ecology and physiology of reptiles and amphibians: A user's guide. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 335(1), 13–44. <https://doi.org/10.1002/jez.2396>;
- Terblanche, J. S., Deere, J. A., Clusella-Trullas, S., Janion, C., & Chown, S. L. (2007). Critical thermal limits depend on methodological context. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1628), 2935–2943. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0985>;
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W., & Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation*, 204, 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039>;
- Tozetti, A. M., Pontes, G. M. F., Borges-Martins, M., & Oliveira, R. B. (2010). Temperature preferences of *Xenodon dorbignyi*: Field and experimental observations. *Herpetological Journal*, 20, 277–280;
- Troia, M. J. (2023). Magnitude–duration relationships of physiological sensitivity and environmental exposure improve climate change vulnerability assessments. *Ecography*, 2023(1), e06217. <https://doi.org/10.1111/ecog.06217>;
- Troutet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., & Legendre, F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, 7(1), 9132. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6>;
- Tydecks, L., Jeschke, J. M., Wolf, M., Singer, G., & Tockner, K. (2018). Spatial and topical imbalances in biodiversity research. *PLOS ONE*, 13(7), e0199327. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199327>;
- Walker, R. L., & Eggel, M. (2020). From Mice to Monkeys? Beyond Orthodox Approaches to the Ethics of Animal Model Choice. *Animals*, 10(1), 77. <https://doi.org/10.3390/ani10010077>;
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). ENVIRONMENTAL NICHE EQUIVALENCY VERSUS CONSERVATISM: QUANTITATIVE APPROACHES TO NICHE EVOLUTION. *Evolution*, 62(11), 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>;
- Webb, C. O. (2000). Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145–155. <https://doi.org/10.1086/303378>;
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>;
- Wu, N. C., Anderson, R. O., Borzée, A., Buttimer, S., Dezetter, M., Dubiner, S., Li, Q.-H., Navas, C. A., Sánchez-Ochoa, D., Sheridan, J. A., Shewale, S. A., Sun, B.-J., Suryawanshi, S. J., Wang, J.-H., & Bovo, R. P. (2025). A user's guide for understanding reptile and amphibian hydoregulation and climate change impacts. *Conservation Physiology*, 13(1), coaf038. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaf038>;
- Zhang, L., Dayananda, B., Xia, J.-G., & Sun, B.-J. (2022). Editorial: Ecophysiological analysis of vulnerability to climate warming in ectotherms. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 946836. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.946836>.