



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS**  
**NATURAIS**

**ALYNE BEZERRA TABOSA DE HOLANDA**

**MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DA HERPETOFAUNA NOS BREJOS DE**  
**ALTITUDE DO SETOR SETENTRIONAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO A**  
**PARTIR DO PLEISTOCENO SUPERIOR**

**FORTALEZA**

**2025**

ALYNE BEZERRA TABOSA DE HOLANDA

MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DA HERPETOFAUNA NOS BREJOS DE  
ALTITUDE DO SETOR SETENTRIONAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO A  
PARTIR DO PLEISTOCENO SUPERIOR

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila

FORTALEZA

2025

ALYNE BEZERRA TABOSA DE HOLANDA

MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DA HERPETOFAUNA NOS BREJOS DE  
ALTITUDE DO SETOR SETENTRIONAL DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO A PARTIR  
DO PLEISTOCENO SUPERIOR

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila

Aprovada em 23/05/2025.

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila (Orientador)  
Universidade Federal do Ceará-UFC

---

Prof. Dr. Abner Monteiro Nunes Cordeiro  
Universidade Federal do Rio Grande do Norte

---

Prof. Dr. Igor Joventino Roberto  
Universidade Estadual do Ceará – UECE

---

Profa. Dra. Castiele Holanda Bezerra  
Universidade Federal do Ceará-UFC

---

Profa. Dra. Renata Perez Maciel  
Secretária da Educação do Ceará – SEDUC CE

A minha avó Nadir e ao Fred.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila, por todo apoio e orientação.

Aos professores participantes da Banca examinadora pelas contribuições.

Ao Augusto por me ajudar com a modelagem.

Aos meus filhos por serem minha motivação.

À minha mãe por ser minha inspiração.

À minha avó Nadir (*In memoriam*) por ser minha força nos momentos difíceis.

## RESUMO

O semiárido brasileiro, que abriga o bioma Caatinga, está localizado entre dois biomas úmidos (Floresta Amazônica e Mata Atlântica) e é uma região caracterizada pela presença de ambientes úmidos isolados, que representam habitats importantes para a herpetofauna. Essa região sofreu mudanças climáticas no Quaternário, com repercussões na distribuição espacial das florestas úmidas. Este estudo analisou a distribuição de grupos de espécies de herpetofauna adaptadas aos enclaves úmidos do semiárido brasileiro com base em modelagem de distribuição de espécies, com foco nos períodos do Último Interglacial (~120 mil anos), Último Máximo Glacial (~22 mil anos) e Holoceno Médio (~6 mil anos). Dados paleoclimáticos disponíveis no WorldClim 1.4 foram utilizados no estudo. Os modelos apresentaram boa capacidade discriminatória de acordo com os grupos analisados (temperatura máxima do mês mais quente para lagartos e serpentes e precipitação anual para anuros), além dos altos totais pluviométricos, que foram importantes para todos os grupos. Os anfíbios eram mais dependentes de ecossistemas úmidos, com sua distribuição impactada por períodos mais secos. Lagartos e serpentes eram mais adaptáveis, com maior distribuição nesses cenários mais secos. Essas espécies tiveram sua distribuição reduzida entre 35% (lagartos) e 61% (serpentes) no Último Interglacial (LIG), enquanto os anfíbios tiveram sua distribuição reduzida em 73% em comparação com o contexto atual.

**Palavras-chave:** Semiárido brasileiro; herpetofauna; enclaves úmidos; Quaternário.

## ABSTRACT

The Brazilian semi-arid region, which encompasses the Caatinga biome, is situated between two humid biomes—the Amazon Rainforest and the Atlantic Forest—and is characterized by the occurrence of isolated humid environments that constitute important habitats for the local herpetofauna. This region experienced climatic shifts during the Quaternary, which influenced the spatial distribution of humid forests. The present study examined the distribution of herpetofaunal species groups adapted to humid enclaves within the Brazilian semi-arid region using species distribution modeling, focusing on the Last Interglacial (~120 ka), the Last Glacial Maximum (~22 ka), and the Mid-Holocene (~6 ka). Paleoclimatic data obtained from WorldClim 1.4 were employed in the analyses. The models demonstrated strong discriminatory performance for the variables associated with each taxonomic group (maximum temperature of the warmest month for lizards and snakes, and annual precipitation for anurans), in addition to high rainfall totals, which were relevant for all groups. Amphibians exhibited a greater dependence on humid ecosystems, with their distributions being markedly affected during drier periods. Lizards and snakes, in contrast, showed higher ecological tolerance, resulting in broader distributions under these drier climatic scenarios. Overall, species distributions contracted by approximately 35% (lizards) to 61% (snakes) during the Last Interglacial, whereas amphibians experienced a reduction of 73% relative to their current distribution.

**Keywords:** Brazilian semi-arid region; herpetofauna; humid enclaves; Quaternary.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Distribuição espacial dos artigos revisados sobre paleoclimatologia do Nordeste brasileiro.....	25
Figura 2 – Dados da revisão paleoclimática referente a <i>proxies</i> de ambientes cársticos.....	28
Figura 3 – Dados da revisão paleoclimática referente a dados de palinologia.....	29
Figura 4 – Dados da revisão paleoclimática referente a dados de depósitos submersos na plataforma continental.....	30
Figura 5 – Sistematização dos resultados de paleoclimas do semiárido brasileiro a partir de <i>proxies</i> climáticos.....	31
Figura 6 – Sistematização dos dados paleoclimáticos a partir de depósitos continentais com o uso de <i>proxies</i> não climáticos no Nordeste brasileiro.....	32
Figura 7 – Sistematização dos dados paleoclimáticos a partir de depósitos continentais com o uso de <i>proxies</i> climáticos e não climáticos no Nordeste brasileiro.....	33

## **LISTAS DE TABELAS**

Tabela 1 – Lista de artigos com proxies climáticos referente à Figura 1.....	26
Tabela 2 – Lista de artigos com proxies não climáticos referente à Figura 1.....	26

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>11</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>15</b>
<b>2.1</b>	<b>Levantamentos bibliográficos e cartográficos.....</b>	<b>15</b>
<b>2.2</b>	<b>Modelagem de distribuição de espécies.....</b>	<b>17</b>
<b>2.2.1</b>	<i>Preparação dos Dados.....</i>	<i>17</i>
<b>2.2.2</b>	<i>Modelos Candidatos.....</i>	<i>19</i>
<b>2.2.3</b>	<i>Ajuste e transferênciaS dos modelos finais.....</i>	<i>19</i>
<b>2.2.4</b>	<i>Avaliação dos Modelos Finais.....</i>	<i>20</i>
<b>2.3</b>	<b>Sistematização dos dados.....</b>	<b>21</b>
<b>3</b>	<b>REVISÃO DO PALEOCLIMA DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO.....</b>	<b>21</b>
<b>3.1</b>	<b>Método de sistematização dos dados bibliográficos.....</b>	<b>22</b>
<b>3.2</b>	<b>Indicadores paleoclimáticos.....</b>	<b>26</b>
<b>3.2.1</b>	<i>Indicadores endocársticos.....</i>	<i>26</i>
<b>3.2.2</b>	<i>Indicadores palinológicos.....</i>	<i>27</i>
<b>3.2.3</b>	<i>Indicadores marinhos.....</i>	<i>28</i>
<b>3.2.4</b>	<i>Dados a partir de proxies não climáticos.....</i>	<i>30</i>
<b>4</b>	<b>ARTIGO: Modeling the distribution of herpetofauna in the Brazilian semiarid region.....</b>	<b>33</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>54</b>
	<b>APÊNDICE A – MATERIAL SUPLEMENTAR.....</b>	<b>65</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O semiárido brasileiro, situado no setor nordeste do Brasil (Alvarez *et al.*, 2014), apresenta-se como uma das três áreas semiáridas da América do Sul e se destaca por apresentar um contexto climático e hidrológico mais seco num continente dotado de grandes extensões de terras úmidas (Ab'Saber, 2003). Trata-se de uma região semiárida tropical de baixas latitudes, de caráter azonal (Ab'Saber, 1974), onde se situa o bioma das caatingas (IBGE, 2004) e que representa a região de maior diversidade de unidades de paisagem do contexto intertropical brasileiro (Souza *et al.*, 2011).

A Caatinga é uma das maiores áreas de Florestas Sazonalmente Secas do mundo e constitui um dos mais importantes biomas brasileiros (Silva; Lacher Jr, 2020; Moro *et al.* 2016), localizado entre os biomas Amazônia, Mata Atlântica e Cerrado, atuando como um potencial corredor ou barreira para intercâmbio biótico entre esses biomas ao longo de sua evolução (Bouimetarhn *et al.*, 2018). Esse bioma endêmico do Brasil representa uma das áreas secas mais biodiversas do mundo (Silva; Leal; Tabarelli, 2017; Fernandes; Cardoso; Queiroz, 2020), caracterizado como um ecossistema de origem dinâmica e heterogênea em termos espaciais e temporais (Araujo *et al.*, 2022).

O semiárido brasileiro abrange a parte central da região Nordeste e um limitado setor da região Sudeste, se estendendo do norte de Minas Gerais até setores do litoral setentrional nordestino. Do ponto de vista natural, essa área apresenta um complexo mosaico paisagístico derivado da variação espacial de componentes geológicos, hidroclimáticos, geomorfológicos, pedológicos e fitogeográficos (EMBRAPA, 1991).

O setor setentrional do semiárido brasileiro é formado por paisagens desenvolvidas numa margem passiva mesozoica sobre duas importantes províncias estruturais brasileiras (Borborema e Parnaíba) (Almeida *et al.* 1981). Do ponto de vista geomorfológico, esse setor é formado por superfícies de aplainamento, formadas a partir de ciclos erosivos decorridos após soerguimentos cretáceos (Peulvast; Claudino Sales, 2004), cuja morfologia é caracterizada por superfícies baixas (depressões sertanejas) intercaladas por relevos residuais de diferentes dimensões, com destaque para os planaltos (cristalinos ou sedimentares), mantidos em sobressalto topográfico por erosão diferencial (Bastos; Cordeiro, 2021).

Tendo em vista a relativa estabilidade tectônica da margem continental do Nordeste brasileiro desde o Cretáceo, pode-se afirmar que o principal agente responsável pela evolução das paisagens tem sido o clima, com suas diversas alterações globais ao longo do Cenozóico

(Peulvast; Claudino Sales, 2004). A gênese das paisagens atuais está relacionada aos processos de alteração superficial comandados pela influência do clima semiárido, que tem sido predominante desde o Neógeno (Harris; Mix, 2002), intercalado por períodos úmidos (Behling *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2004). Tal comportamento tem sido responsável por processos de expansão e retração das caatingas (Behling *et al.*, 2000; Montade *et al.*, 2014; Dupont *et al.*, 2010) e florestas úmidas (Auler *et al.*, 2004).

Durante o processo de expansão das superfícies de aplainamento sob condições climáticas semiáridas, alguns setores se mantiveram elevados por erosão diferencial e conseguiram manter condições de umidade bem acima da média regional, configurando espaços florestados isolados, designados como brejos de altitude (Souza; Oliveira, 2006; Bétard, 2008). Esses setores têm sido responsáveis pela manutenção de ecossistemas úmidos isolados a partir do Neógeno, cujo isolamento justifica a ocorrência de processos de endemismos e especiação.

Mesmo com o predomínio da semiaridez a partir do Neógeno, mudanças climáticas importantes ocorreram no Nordeste brasileiro, com fases úmidas mais curtas, porém, muito relevantes em termos de mudanças na pedogênese e na configuração dos ecossistemas, condicionando expansão de setores de floresta úmida e retração das florestas secas (Moraes *et al.*, 2022; Azevedo *et al.*, 2021; Montade *et al.*, 2014; Dupont *et al.*, 2010; Behling *et al.*, 2000). A dimensão precisa da expansão desses espaços florestados é desconhecida, porém, sua ocorrência foi de fundamental importância na dispersão de espécies entre ecossistemas úmidos (Pinaya *et al.*, 2019; Dupont *et al.*, 2010), especialmente para linhagens entre Amazônia e Mata Atlântica, contribuindo para a atual configuração da sua distribuição espacial.

Dentre os grupos faunísticos de relevante ocorrência nesses ambientes úmidos, destacam-se os anfíbios e répteis com inúmeros registros de endemismo e especiação, com catalogação representativa no setor setentrional do semiárido brasileiro. Sua distribuição espacial apresenta relação direta com a ocorrência desses espaços brejosos, porém, as principais variáveis abióticas relacionadas com a sua distribuição permanecem desconhecidas.

Os brejos de altitude servem de abrigo para uma fauna relictual, onde podem ser encontradas espécies típicas da Mata Atlântica (e.g. *Chironius bicarinatus*, *Dendropsophus tapacurensis*, *Leptodactylus natalensis*, *Odontophrynus carvalhoi*, *Proceratophrys renalis*, *Scinax tropicalia*, *Stenolepis ridleyi* e *Strobilurus torquatus*; Roberto *et al.*, 2014) e Amazônia (*Amphisbaena anomala*, *Caecilia tentaculata*, *Copeoglossum nigropunctatum*, *Rhinella dapsilis* e *Sibon nebulata*; Ávila *et al.*, 2018, Roberto *et al.*, 2014) ou mesmo espécies comuns a ambos Biomas florestais (e.g. *Cercophis auratus*, *Chironius exoletus*, *Drymoluber brazilii*, *Imantodes*

*cenchoa*, *Oxyrhopus melanogenys*, *Pseustes sulphureus*, *Lachesis muta*, *Kentropyx calcarata*, *Norops fuscoauratus*, *Polychrus marmoratus* e *Xenopholis undulatus*; Roberto *et al.*, 2014; Zamudio & Greene, 1997).

Espécies com distribuição em matas de galeria do Cerrado também podem ser encontradas, como *Colobosaura modesta*, *Norops brasiliensis* e *Drymoluber brazilii* (Ávila *et al.*, 2016). Além disso, várias espécies endêmicas de anfíbios (e.g. *Adelophryne baturitensis* e *Adelophryne maranguapensis* - Hoogmoed *et al.*, 1994; *Rhinella casconi* – Roberto *et al.*, 2014; *Proceratophrys ararype* Mângia *et al.*, 2018; *Pristimantis relictus* – Roberto *et al.*, 2022) e répteis (e.g. *Leposoma baturitensis* – Rodrigues e Borges, 1997; *Atractus ronnie* – Passos *et al.*, 2007; *Placosoma limaverdorum* - Borges-Nojosa *et al.*, 2017; *Apostolepis thalesdelemai* - Borges-Nojosa *et al.*, 2017) têm sido descritas e outras aguardam descrição formal, como *Amphisbaena* sp. (Roberto *et al.*, 2014).

As ferramentas de geoprocessamento permitem realizar interpretações a partir do cruzamento de dados geoespaciais temáticos disponíveis, viabilizando a realização de análises geoestatísticas e modelagens correlacionando diferentes informações. Nessa perspectiva, tais ferramentas podem contribuir com a interpretação dos componentes naturais mais diretamente relacionados com a distribuição espacial de anfíbios e répteis no semiárido brasileiro.

Dentre as estratégias de análise, destaca-se a modelagem de distribuição de espécies (MDE) como uma ferramenta matemática que relaciona locais de ocorrências conhecidas com as condições ambientais nesses locais para inferir a distribuição potencial das espécies (Elith e Leathwick, 2009). Em alguns casos, a transferência dos modelos para locais ou cenários ambientais distintos dos quais foram ajustados é exigida (Elith; Leathwick, 2009). A abordagem MDE tem sido aplicada em diversos estudos de ecologia que inclui: o potencial de alcance de espécies invasoras, os efeitos das mudanças climáticas nas distribuições de espécies (Hijmans; Graham, 2006; Jiménez-Valverde *et al.*, 2011), assim como em reconstruções paleoclimáticas que permitem inferir sobre a história filogeográfica das espécies (Carnaval; Moritz, 2008; Silveira *et al.*, 2019; Waltari *et al.*, 2007).

Além da interpretação das relações entre os componentes ambientais e da distribuição de anfíbios e répteis, faz-se necessário também analisar os possíveis elos de ligação entre os ecossistemas úmidos que foram responsáveis pela sua atual distribuição espacial. Para isso, é fundamental que sejam correlacionados os dados disponíveis de variações climáticas pós-neógenas, a configuração geomorfológica atual e a distribuição da herpetofauna para que se possa inferir hipóteses de dispersão.

Dessa forma, o presente trabalho visa interpretar a atual distribuição espacial de anfíbios e répteis nos brejos de altitude localizados no setor setentrional do semiárido brasileiro a partir de dados disponíveis de levantamentos pré-existentes, analisando as características ambientais do habitat desses animais, assim como apresentar hipóteses acerca da dispersão destes grupos faunísticos considerando dados paleoclimáticos e características geomorfológicas.

A escolha desse recorte espacial se deve ao fato de se tratar de uma área caracterizada por uma vasta superfície de aplainamento recoberta por caatingas e que apresenta diversos relevos residuais de diferentes dimensões e que abrigam ecossistemas úmidos com ocorrência diferenciada de espécies da herpetofauna de forma isolada, constituindo um excelente universo amostral de isolamento de ambientes úmidos dispersos ao longo de um domínio semiárido.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

A presente pesquisa visa interpretar a distribuição da herpetofauna nos brejos de altitude do setor setentrional do semiárido brasileiro e como forma de atender aos objetivos foi dividida em três etapas: levantamentos bibliográficos e cartográficos; modelagem de distribuição de espécies e sistematização dos dados.

### **2.1 Levantamentos bibliográficos e cartográficos**

#### a) Levantamentos Bibliográficos

Os levantamentos bibliográficos constituem etapa de fundamental importância na pesquisa e foram divididos a partir de temas específicos, tendo como foco principal artigos publicados em periódicos internacionais disponíveis nas plataformas SCOPUS e *Web of Science*. Além destes, foram consultados artigos e trabalhos técnicos nacionais e banco de teses e dissertações disponíveis em universidades brasileiras.

Inicialmente foram levantados trabalhos que tratam do semiárido brasileiro de forma geral buscando se entender sua configuração ambiental com ênfase para aspectos geomorfológicos, climáticos e fitogeográficos. Ainda neste tópico, buscou-se analisar o contexto do bioma das caatingas em relação aos biomas vizinhos (amazônico e floresta atlântica), contribuindo para uma interpretação do contexto geral.

Além do contexto ambiental atual, também se fez necessária uma revisão bibliográfica acerca da evolução paleoambiental regional, de maneira a se compreender a relação entre a evolução dos compartimentos geomorfológicos, as mudanças paleoclimáticas e a organização fitogeográfica. Dessa forma, buscou-se analisar a evolução das superfícies sertanejas recobertas por caatingas, em relação aos relevos residuais elevados, que mantém recobrimentos florestais úmidos.

Nessa perspectiva de se analisar a evolução paleoambiental do setor setentrional do semiárido brasileiro, foi realizada uma densa revisão bibliográfica acerca da paleoclimatologia regional, consultando artigos com diferentes métodos de análise (Luminescência Opticamente Estimulada, Palinologia, Isótopos de U, Th e O, além de  $^{14}\text{C}$ ) e em diferentes recortes espaciais (1. Depósitos continentais superficiais; 2. Depósitos marinhos submersos; e 3. Depósitos em ambientes endocársticos).

Em seguida foi dada ênfase a uma revisão acerca do grupo analisado na presente pesquisa (herpetofauna) de maneira a compreender seus principais comportamentos e a sua distribuição ao longo do semiárido brasileiro. Nessa perspectiva, foram levantados os registros de

herpetofauna nos brejos de altitude regionais tanto em literatura especializada quanto dados disponíveis em Coleções Zoológicas, principalmente a Coleção Herpetológica do Núcleo Regional de Ofiologia da Universidade Federal do Ceará e definidos os indivíduos que melhor se adaptam a esses ambientes. Ainda nesse tema, também foi dada ênfase a uma revisão sobre teorias de distribuição de espécies e trabalhos relacionados ao contexto do semiárido brasileiro. O último direcionamento dado à revisão bibliográfica foi feito para se compreender as técnicas de modelagens de distribuição de espécies e as ferramentas de SIG relacionadas a elas. Dessa forma, buscou-se compreender as etapas metodológicas relacionadas à modelagem e analisar outros estudos de caso de forma comparativa a se buscar as melhores estratégias de análise.

#### b) Levantamentos cartográficos

Tendo em vista a necessidade de analisar dados espaciais relacionados à distribuição espacial da herpetofauna no setor setentrional do semiárido brasileiro, foi feita uma busca pelos dados cartográficos (vetoriais e matriciais) disponíveis e que contribuíssem com a presente pesquisa. As bases cartográficas e mapeamentos temáticos utilizados foram confeccionados e corrigidos por instituições federais como Serviço Geológico Brasileiro (CPRM), Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBio) e Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA). Foram tomados os devidos cuidados de uniformizar as referências espaciais dos dados levantados, adotando-se a Projeção Cartográfica Universal Transversal de Mercator (UTM) e o Datum SIRGAS 2000.

As informações relacionadas à altimetria da área de estudo foram obtidas a partir da interpretação de imagens do projeto TOPODATA/INPE, que são derivados do processo de refinamento dos dados *Shuttle Radar Topographic Mission* (SRTM), em que a resolução espacial original de ~90m é transformada para ~30m por meio do método de krigagem e de análises geomorfométricas. As imagens SRTM foram disponibilizadas pela *National Aeronautics and Space Administration* (NASA) e refinadas pelo projeto TOPODATA/INPE (Valeriano, 2005).

Além dos dados cartográficos listados, também foram levantados os dados disponíveis de registro da herpetofauna para a área de estudo utilizando-se como base os dados online *Global Biodiversity Information Facility* (gbif.org), Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira – SiBBr ([https://www.sibbr.gov.br/?lang=pt\\_BR](https://www.sibbr.gov.br/?lang=pt_BR)) e *SpeciesLink* (slink.cria.org.br). Além desses dados, também foram levantados os dados disponíveis na Coleção Herpetológica do Núcleo Regional de Ofiologia da Universidade Federal do Ceará, que possuem registros mais específicos para a área de estudo. Todas as informações de registros de espécies foram

especializadas através da vetorização de pontos com tabelas de atributos específicas, visando criar um banco de dados georeferenciados aplicável à presente pesquisa.

## **2.2 Modelagem de distribuição de espécies**

A modelagem de distribuição de espécies da herpetofauna no setor setentrional do semiárido brasileiro seguiu 4 etapas convencionais definidas em Cobos *et al.* (2019): [1] preparação dos dados, incluindo a seleção de registros de presença das espécies e variáveis ambientais preditoras; [2] geração de modelos candidatos para selecionar as parametrizações que definam uma complexidade ideal; [3] ajuste dos modelos finais utilizando o método de Máxima Entropia (Maxent) e transferência para cenários paleoclimáticos e [4] avaliação da acurácia e significância dos modelos finais.

Todos os modelos foram gerados com o software Maxent versão 3.4.1 (Phillips *et al.*, 2017) em interface com o ambiente computacional R versão 4.3.1 (R Core Team 2023). Os scripts utilizados, descrevendo detalhadamente os procedimentos operacionais das etapas supracitadas estão disponíveis no repositório *online* *Github* (<https://github.com/AugustoPraciano/SemiariidHerpetofauna>) material suplementar.

Maxent é um método de aprendizado de máquina que estima a probabilidade da distribuição de máxima entropia no espaço geográfico, ou seja, a distribuição mais uniforme possível de uma espécie, sujeita às restrições de que os valores esperados das variáveis preditoras sobre os locais de ocorrências preditos devem corresponder à sua média empírica (Elith *et al.*, 2011; Phillips, Anderson e Schapire, 2006). O Maxent retorna um modelo para predizer a adequação ambiental em cada unidade do espaço geográfico que pode ser entendida como probabilidade de ocorrência da espécie ou de forma mais conservadora, como índices de adequação de habitat (Merow, Smith e Silander, 2013).

### **2. 2. 1 Preparação dos Dados**

#### **a) Registros de ocorrência**

Os registros de presença das espécies analisadas na forma de coordenadas geográficas decimais foram obtidos a partir de dados primários da Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Ceará. Os espécimes depositados na Coleção foram coletados entre 1968 e 2024 utilizando diferentes metodologias (por exemplo, busca ativa e armadilhas de queda) em

ambientes localizados nos planaltos da Ibiapaba e do Araripe e nos maciços de Baturité, Maranguape, Aratanha, Meruoca e Uruburetama. A distribuição de espécimes selecionados fora dos enclaves úmidos da Caatinga (por exemplo, na superfície de planície baixa e na região costeira), bem como sua distribuição em biomas adjacentes (Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica), também foi utilizada para aprimorar a modelagem. Registros duplicados e espacialmente correlacionados foram removidos para garantir uma separação compatível com a resolução espacial das variáveis ambientais preditoras (mínimo de um registro por célula da grade).

Trinta e quatro espécies da herpetofauna em enclaves úmidos foram selecionadas e divididas entre três grupos taxonômicos, assim, cada grupo foi modelado como uma entidade única representativa dos sapos (Amphibia), lagartos (Squamata) e serpentes (Squamata), que tiveram 102, 117 e 104 registros de presença qualificados para a calibração dos modelos, respectivamente. Esses grupos foram selecionados devido à sua distribuição restrita aos enclaves úmidos da região semiárida, embora algumas espécies sejam endêmicas (por exemplo, *Adelophryne maranguapensis*, *Pristimantis relictus*) e outras apresentem distribuição disjunta entre os enclaves isolados, mas também ocorram em outros biomas (por exemplo, *Odontophrynus carvalhoi* e *Chironius exoletus*).

#### b) Variáveis Preditoras

Inicialmente foram obtidas 15 variáveis bioclimáticas do banco de dados WorldClim 2.1 (Fick e Hijmans, 2017), excluindo as quatro (4) que combinam temperatura e precipitação devido às discontinuidades espaciais identificadas (Escobar *et al.*, 2014). As variáveis apresentam valores médios para os anos 1970-2000 (clima atual) e resolução espacial de 30 segundos de arco (~1 km no equador).

Separamos conjuntos de variáveis independentes que tiveram um coeficiente de correlação de *Spearman's*  $|\rho| < 0.7$ . Esse limiar é um bom indicador para quando a colinearidade começa a distorcer a estimativa do modelo, bem como a sua capacidade preditiva (Dormann *et al.*, 2013). A partir destes, selecionamos o conjunto que permitiu relacionar o maior número de variáveis independentes. Dessa forma, do conjunto inicial de 15 variáveis preditoras, foram selecionadas apenas seis (6): Isotermalidade (Bio3), Temperatura Máxima do Mês Mais Quente (Bio5), Amplitude Térmica Anual (Bio7), Precipitação Anual (Bio12), Precipitação do Mês Mais Seco (Bio14), Sazonalidade da Precipitação (Bio15). Os procedimentos operacionais para seleção das variáveis preditoras são detalhados no Script R – A1.1 (material suplementar).

### 2. 2. 2 Modelos Candidatos

Para selecionar os parâmetros que definem a complexidade ideal para a MDE de cada grupo taxonômico e, por consequência, produzem os melhores modelos, foram criados modelos candidatos usando a função “kuenm\_cal” do pacote “kuenm” da biblioteca R (Cobos *et al.*, 2019). Os modelos candidatos foram criados com várias combinações de multiplicadores de regularização (RM) e classes de recursos (FC) (Phillips, Anderson e Schapire, 2006; Phillips e Dudík, 2008). O ajuste específico dos parâmetros que controlam a complexidade do modelo para cada grupo de espécie (*Species-specific tuning*) melhoram o desempenho dos modelos Maxent, evitando o sobreajuste e, portanto, melhorando a transferibilidade dos modelos para outros cenários espaciais ou temporais (Anderson e Gonzalez JR., 2011; Warren e Seifert, 2011). Ao todo, foram gerados 527 modelos candidatos para cada grupo taxonômico, combinando dezessete (17) valores de RM (0.1 - 1 em intervalos de 0.1; 2 – 6 em intervalos de 1; 8 e 10) e 31 combinações de FC (todas possíveis), detalhadas no Script R – A1.2 (material suplementar).

A função “kuenm\_ceval” do pacote “kuenm” da biblioteca R foi utilizada para avaliar os modelos candidatos e selecionar os parâmetros ótimos para modelagem (Cobos *et al.*, 2019). Essa seleção foi baseada em três critérios em ordem de prioridade: [1] significância estatística utilizando partial-area ROC (Peterson, Papeş; Soberón, 2008) (100 iterações e 50 por cento dos dados para bootstrap); [2] A menor taxa de Omissão  $E \leq 5\%$ ; [3] o critério de informação de Akaike representado pelos valores de delta  $AICc \leq 2$  foram utilizados para selecionar modelos de complexidade apropriada (Warren e Seifert, 2011).

### 2. 2. 3 Ajuste e transferências dos modelos finais

Os modelos finais foram ajustados para os conjuntos de dados de ocorrência de espécies e condições climáticas atuais (1970-2000) com as parametrizações sugeridas na avaliação dos modelos candidatos. Cada modelo resultou de uma média de 10 replicações, dos quais, 25% dos registros de treino foram separados para avaliação interna (AUC train) e os demais 75% foram utilizados no treinamento, com reposição ao final de cada replicação. A validação cruzada foi aplicada para avaliar o desempenho preditivo nos dados retidos em cada rodada. Utilizou-se a função "maxent" da biblioteca R "dismo" (Hijmans *et al.*, 2021) para ajustar os modelos Maxent.

As variáveis paleoclimáticas foram obtidas no banco de dados on-line do WorldClim 1.4 (HIJMANS *et al.*, 2005), disponíveis para o Holoceno Médio (MH - aproximadamente 6 mil anos), Último Máximo Glacial (LGM - aproximadamente 18–21 mil anos) e Último Interglacial (LIG - aproximadamente 120 mil anos).

As estimativas da distribuição paleoclimática das espécies foram baseadas no Modelo Climático Global (MCG), MIROC-ESM (Watanabe *et al.*, 2011) pertencentes ao banco de dados do CMIP5. O modelo MIROC-ESM inclui simulações de processos ecológicos, como dinâmica da vegetação e ciclagem de carbono terrestre (Silva *et al.*, 2019).

As informações sobre dados climáticos do LIG são baseadas em Otto-Bliesner *et al.*, (2006). Utilizamos variáveis preditoras com resolução de 30 segundos de arco (~1km no equador) para transferência dos modelos para o cenário do MH e LIG e 2,5 minutos de arco (~4.5 km no Equador) para LGM, que são as resoluções máximas disponíveis. Todas as configurações de modelagem estão detalhadas no Script A1.3 (material suplementar).

### 2. 2. 2 Avaliação dos Modelos Finais

O desempenho e a significância dos modelos finais foram avaliados com os registros de espécies obtidos das bases de dados online *Global Biodiversity Information Facility* (gbif.org) e *SpeciesLink* (splink.cria.org.br). Para evitar a autocorrelação espacial, foram selecionados apenas registros a uma distância mínima de 1 arco-minuto (~2 km) dos registros de espécies usados na calibração dos modelos. A partial-area ROC (pROC), uma modificação da AUC tradicional foi utilizada para avaliar os modelos (Peterson, Papeş; Soberón, 2008). Essa abordagem corrige algumas limitações conhecidas da AUC tradicional quando aplicada em modelos de apenas-presença (Lobo, Jiménez-Valverde e Real, 2008).

Para cada modelo foi calculada a AUC ratio (AUC parcial dividida pela sua expectativa aleatória) com limiar de taxa de omissão admitida de 5%. Valores de AUC ratio  $\leq 1$  refletem previsões indistinguíveis das aleatórias; A relação AUC  $> 1$  indica previsões melhores do que aleatórias (Peterson, Papeş; Soberón, 2008). A significância estatística foi obtida por replicações bootstrap (100 iterações e 50 por cento dos dados para bootstrap). De forma complementar a taxa de omissão também foi calculada. Foram utilizadas as funções “pROC” e “omission\_rate” do pacote “Ntbox” da biblioteca R (Osorio-Olvera *et al.*, 2020). Os procedimentos de avaliação dos modelos estão detalhados no Script R – A1.4 (material suplementar).

Os modelos foram transferidos com a configuração “extrapolation” e “clamping”. Ou seja, a resposta em áreas com ambientes diferentes daqueles da área de calibração é fixada nos níveis apresentados na periferia do espaço ambiental de calibração. Para avaliar o risco de extrapolação, foi utilizada a função “kuenm\_mmop” do pacote “kuenm” da biblioteca R (ver Apêndice A1.5) (Cobos et al., 2019). A função em questão é responsável pelo cálculo do chamado “Mobility Oriented-Parity” (MOP). Essas camadas indicam áreas onde há riscos estritos de extrapolação nas camadas de projeção. As camadas de MOP estão disponíveis no material suplementar (ver Apêndice A2).

## **2. 3 Sistematização dos dados**

A partir dos dados levantados acerca do contexto ambiental e paleoambiental do bioma das caatingas, das mudanças paleoclimáticas no semiárido brasileiro, da distribuição espacial da herpetofauna e sua relação com os parâmetros ambientais atuais, e dos dados gerados com as modelagens de distribuição de espécies da herpetofauna, a pesquisa entra em sua fase de sistematização de dados e elaboração do relatório final.

Nessa etapa foi prevista a elaboração do artigo a ser submetido a um periódico internacional. O artigo previsto apresenta os resultados das modelagens da distribuição da herpetofauna nos brejos de altitude do setor setentrional do semiárido brasileiro a partir dos parâmetros paleoclimáticos analisados e dos aspectos ambientais considerados nos locais de ocorrência das espécies. Esse artigo foi submetido em 06 de maio de 2025 à revista *Journal of Arid Environment*.

## **3 REVISÃO DO PALEOCLIMA DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

Dentre os importantes resultados da pesquisa, destaca-se a densa revisão paleoclimática realizada com foco no semiárido brasileiro. Informações paleoclimáticas sistematizadas referentes ao Quaternário são fundamentais para se interpretar a evolução ambiental (Fletcher; Thomas, 2010), contribuindo para estudos de ciências naturais. As regiões tropicais são as principais fontes de calor sensível da atmosfera sendo fundamentais na reconstrução paleoclimática (Wang *et al*, 2004).

A partir do Neógeno o semiárido brasileiro passou a apresentar clima preferencialmente seco (Harris; Mix, 2002), com importantes variações para períodos mais úmidos a partir do

Pleistoceno Superior (Behling *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2004). Tais variações são muito relevantes em termos de mudanças na pedogênese e na configuração dos ecossistemas, condicionando expansão áreas de florestas úmidas e retração das caatingas (Azevedo *et al.*, 2021). A existência dessas áreas mais úmidas foi de fundamental importância na dispersão de espécies entre ecossistemas úmidos (Pinaya *et al.*, 2019; Dupont *et al.*, 2010).

Dessa forma, uma análise detalhada das pesquisas relacionadas às variações paleoclimáticas no semiárido brasileiro contribui significativamente no entendimento da evolução paleoambiental dessa área, fornecendo importantes subsídios para interpretações evolutivas nas áreas de estudo como a ecologia, geomorfologia e pedologia.

Buscando sistematizar o conhecimento acerca da paleoclimatologia do semiárido brasileiro, é apresentada uma revisão das pesquisas publicadas a partir das análises de testemunhos com interpretação de proxies climáticos em ambientes continentais (endocársticos e lacustres) e marinhos e não climáticos em áreas continentais, com ênfase no Pleistoceno Superior e Holoceno.

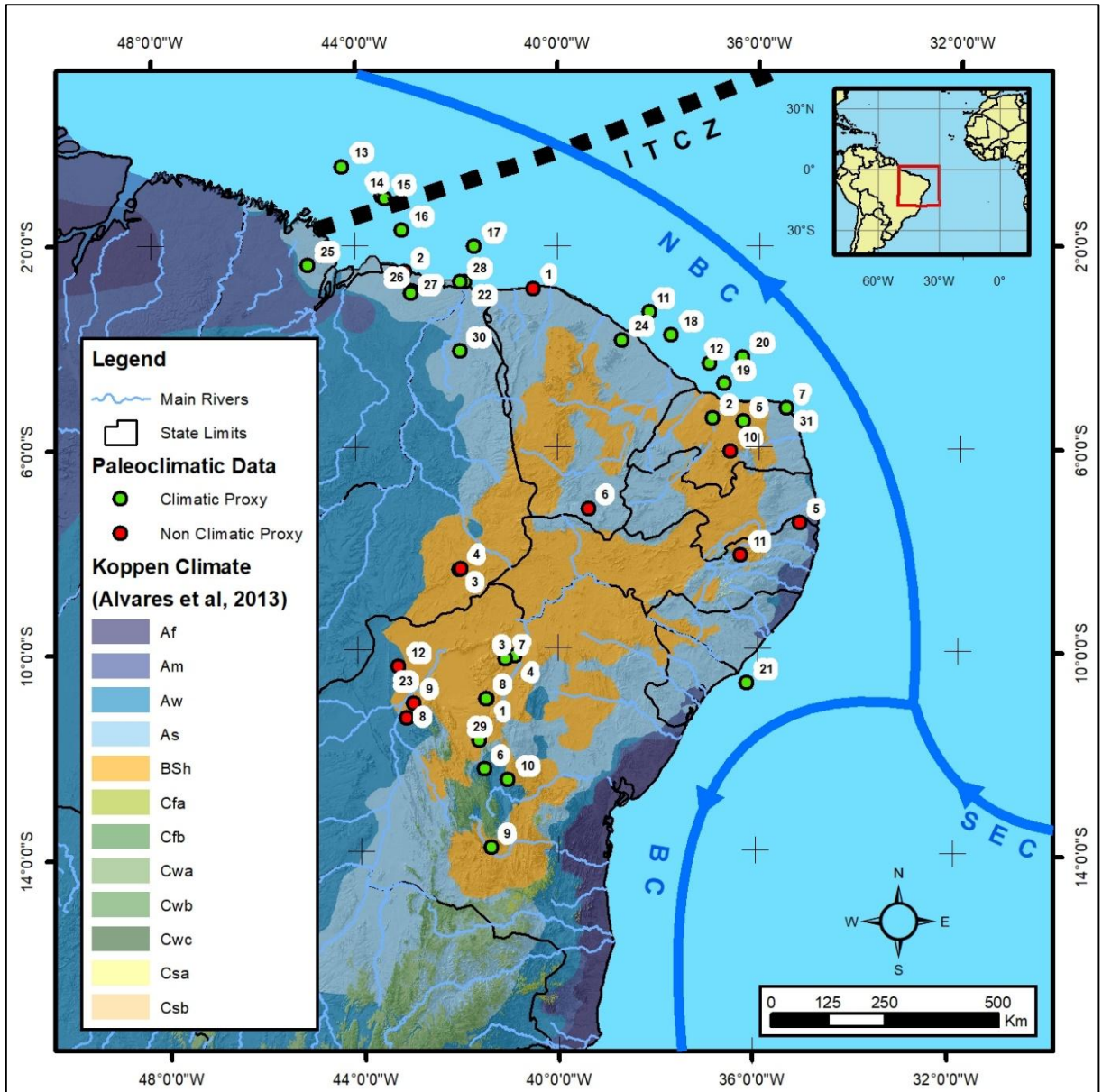
### **3. 1 Método de sistematização dos dados bibliográficos**

A revisão de dados paleoclimáticos foi elaborada a partir de levantamentos bibliográficos em artigos que produziram informações referentes à paleoclimatologia do Nordeste brasileiro, com ênfase ao seu setor semiárido e adjacências. Foram consultados trabalhos disponíveis nas plataformas SCOPUS e *Web of Science*, além de buscas aleatórias por meio do *Google Scholar*. Tendo em vista a natureza metodológica das pesquisas consultadas, os artigos foram divididos entre aqueles que utilizaram proxies climáticos e outros com proxies não climáticos. Os proxies climáticos adotados em pesquisas são aqueles que associam diretamente condições paleoclimáticas através do uso de técnicas robustas (e.g., análises isotópicas), desta forma, foram analisados dados proxies em ambientes cársticos, interpretações palinológicas em planícies lacustres e depósitos no talude continental. Os proxies não climáticos se referem a pesquisas em ambientes continentais que correlacionam datação de depósitos aluviais, eólicos e coluviais com contextos paleoclimáticos inferidos a partir de evidências geomorfológicas.

A revisão bibliográfica (Tabelas 1 e 2) buscou analisar os artigos extraindo informações básicas como os métodos analisados, a localização geográfica das pesquisas (Figura 1), os resultados em termos de dados paleoclimáticos (ocorrência de climas úmidos ou secos) e as principais discussões com dados paleoclimáticos globais.

Cabe destacar que os trabalhos consultados geraram informações a partir de diferentes métodos de análise, tais como a análise de pólen, carvão, carbono 14, fluorescência e difração de raio x, isótopos estáveis, análise de foraminíferos, luminescência opticamente estimulada, termoluminescência e outros. A ideia central desse artigo é fazer um levantamento regional dos dados disponíveis para se identificar registros e tendências paleoclimáticas em um contexto regional que sirva de base para que pesquisadores das geociências ou ciências biológicas possam fazer análises específicas.

Figura 1 – Distribuição espacial dos artigos revisados sobre paleoclimatologia do NE brasileiro



Legenda: ITZC – Intertropical Convergence Zone; SEC – South Equatorial Current; BC – Brazil Current; NBC – North Brazil Current. Koppen Climate: A – TROPICAL (f - without dry season, m – monsoon, s - with dry summer, w - with dry winter); BS – DRY SEMI-ARID (h - low latitude and altitude); C - HUMID SUBTROPICAL; f - Oceanic climate, without dry season (a - with hot summer; b – with temperate summer); w – With dry winter (a – and a hot summer; b – and a temperate summer; c – and a short and cool summer); s – With dry summer (a - and hot; b – and temperate).

Tabela 1 - Lista de artigos com proxies climáticos referente à Figura 1

<b>Id</b>	<b>Artigo</b>	<b>Locais de Análise</b>	<b>Proxie Climático</b>
1	Wang et al. 2004	Ambientes Endocársticos	Sim
2	Utida et al. 2020	Ambientes Endocársticos	Sim
3	Auler et al, 2004	Ambientes Endocársticos	Sim
4	Wendt et al, 2019	Ambientes Endocársticos	Sim
5	Cruz et al, 2009	Ambientes Endocársticos	Sim
6	Novello et al, 2012	Ambientes Endocársticos	Sim
7	Auler; Smart, 2001	Ambientes Endocársticos	Sim
8	Auler et al, 2004 (2)	Ambientes Endocársticos	Sim
9	Barreto, 2010	Ambientes Endocársticos	Sim
10	Strikis et al, 2015	Ambientes Endocársticos	Sim
11	Behling et al, 2000	Depósitos da Plataforma	Sim
12	Dupont et al, 2010	Depósitos da Plataforma	Sim
13	Nace et al, 2014	Depósitos da Plataforma	Sim
14	Venancio et al, 2020	Depósitos da Plataforma	Sim
15	Souza et al, 2022	Depósitos da Plataforma	Sim
16	Zhang et al, 2015	Depósitos da Plataforma	Sim
17	Venancio et al, 2020	Depósitos da Plataforma	Sim
18	Arz et al, 1998	Depósitos da Plataforma	Sim
19	Weldeab et al, 2006	Depósitos da Plataforma	Sim
20	Jaeschke et al, 2007	Depósitos da Plataforma	Sim
21	Campos et al, 2019	Depósitos da Plataforma	Sim
22	Bouimetarhan et al, 2018	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
23	De Oliveira et al, 1999	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
24	Montade et al, 2014	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
25	Moraes et al, 2022	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
26	Passenda et al, 2005	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
27	Sifeddine et al, 2003	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
28	Mulitza et al, 2017	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
29	Denver et al, 1987	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
30	Pessenda et al, 2010	Depósitos Continentais Superficiais	Sim
31	Utida et al, 2019	Depósitos Continentais Superficiais	Sim

Tabela 2 - Lista de artigos com proxies não climáticos referente à Figura 1

<b>Id</b>	<b>Artigo</b>	<b>Locais de Análise</b>	<b>Proxie Climático</b>
1	Tsoar et al. 2009	Depósitos Continentais Superficiais	Não
2	Maia et al. 2011	Depósitos Continentais Superficiais	Não

3	Santos; Barreto, Suguio, 2012	Depósitos Continentais Superficiais	Não
4	Sousa et al, 2023	Depósitos Continentais Superficiais	Não
5	Fonsêca et al, 2020	Depósitos Continentais Superficiais	Não
6	Lima et al, 2023	Depósitos Continentais Superficiais	Não
7	Zular et al, 2018	Depósitos Continentais Superficiais	Não
8	Meloscotti et al, 2021	Depósitos Continentais Superficiais	Não
9	Meloscotti et al, 2023	Depósitos Continentais Superficiais	Não
10	Souza et al, 2023	Depósitos Continentais Superficiais	Não
11	Listo et al, 2023	Depósitos Continentais Superficiais	Não
12	Barreto, 1996	Depósitos Continentais Superficiais	Não

### 3. 2 Indicadores paleoclimáticos

Conforme destacado anteriormente, a presente revisão bibliográfica se baseou em trabalhos publicados a partir de pesquisas realizadas no âmbito da região Nordeste do Brasil, que geraram informações, a partir de diferentes dados multi-proxie acerca da paleoclimatologia regional.

Nessa perspectiva, foram consultados 43 trabalhos, 31 com proxies climáticos (10 em ambientes cársticos, 10 em depósitos lacustres e 11 em depósitos na plataforma continental) e 12 com proxies não climáticos em ambientes continentais.

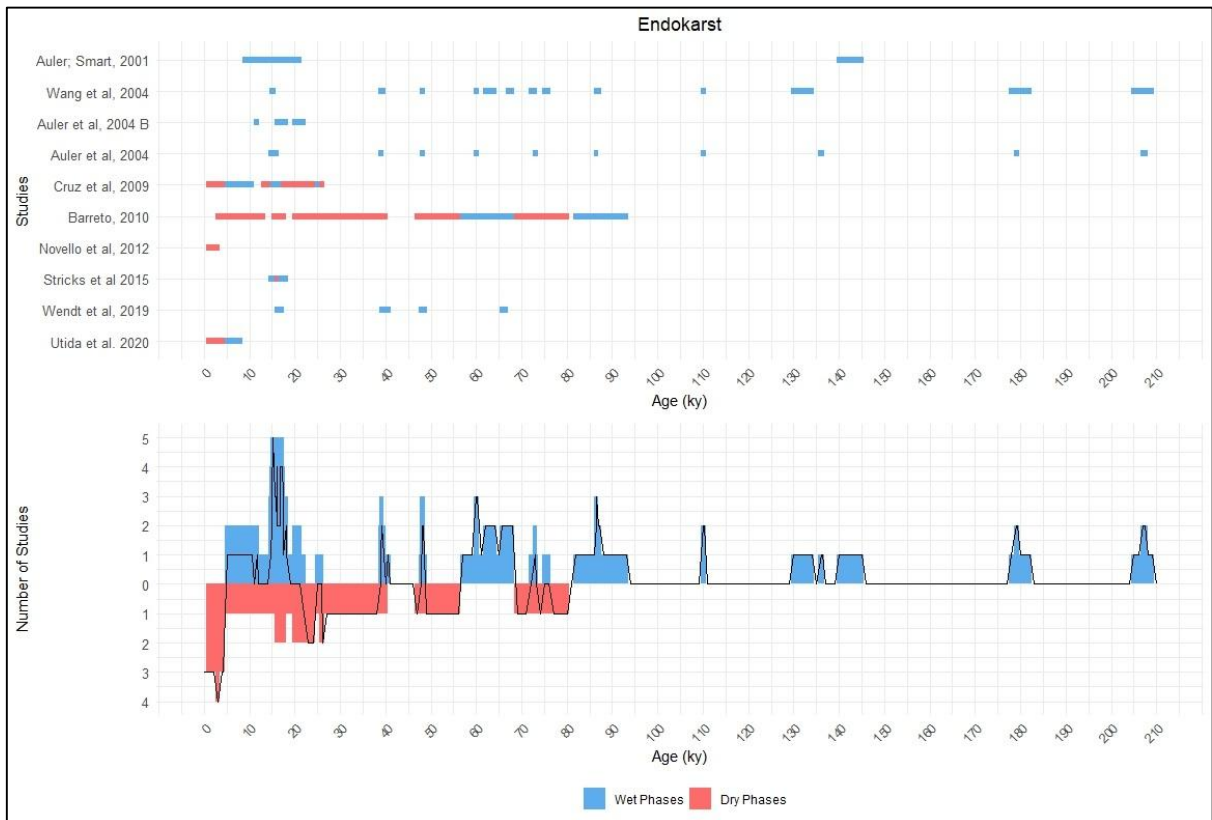
#### 3. 2. 1 Indicadores Endocársticos

Os sistemas de cavernas constituem ambientes únicos para a deposição e preservação de sedimentos de ações intempéricas e de bioturbações, constituindo importantes arquivos de evolução das paisagens (Laureano et al, 2016). Os depósitos precipitados de carbonato de cálcio dos espeleotemas se destacam como excelentes indicadores de variações paleoclimáticas (Henderson, 2006), podendo ser datados a partir de métodos como pela razão isotópica de Oxigênio e Carbono (McDermott, 2004), pelo método U-Th (Edwards, 1987) e por  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  (Banner, 2004).

No Nordeste brasileiro essas pesquisas têm sido realizadas em ambientes cársticos da província São Francisco (Bacias de Irecê e Uma-Utinga de idade Proterozoica), na Bahia, e província Borborema (Bacia Potiguar de idade Mesozoica), no Rio Grande do Norte, que representam as morfologias endocársticas mais desenvolvidas da região, preservando importantes registros paleoclimáticos na formação de seus espeleotemas. Um aspecto interessante desse universo amostral é que ele se encontra dentro do atual polígono do semiárido brasileiro, enquanto que outros proxies analisados estão no entorno imediato.

Nessa perspectiva foram consultados dez trabalhos (Wang et al. 2004; Utida et al. 2020; Auler et al, 2004a; Wendt et al, 2019; Cruz et al, 2009; Novello et al, 2012; Auler; Smart, 2001; Auler et al, 2004b; Barreto, 2010 e Strikis et al, 2015) que analisaram depósitos em espeleotemas a partir de métodos de U/Th, e isótopos de  $^{13}\text{C}$ ,  $^{18}\text{O}$  e  $^{87}\text{Sr}$ , cujos resultados principais acerca da paleoclimatologia abrangem informações do Holoceno e Pleistoceno Superior, atingindo até os últimos 210ky (Figura 2).

Figura 2 – Dados da revisão paleoclimática referente a proxies de ambientes cársticos



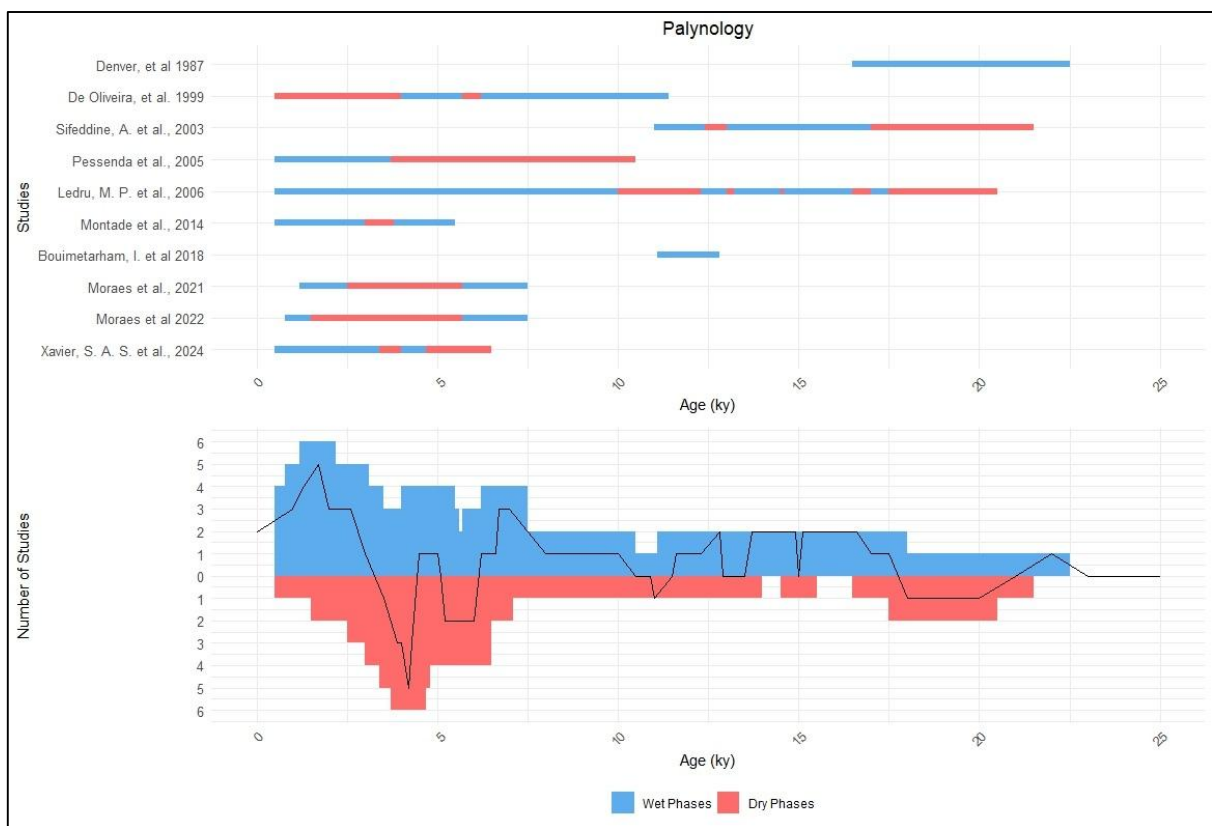
### 3. 2. 2 Indicadores Palinológicos

Estudos palinológicos constituem ferramenta de fundamental importância na reconstituição paleoambiental, tendo vista a possibilidade de interpretação de sequências de depósitos sedimentares permitindo a comparação entre os palinomorfos fósseis e os táxons atuais, consentindo uma interpretação da reconstrução da vegetação do passado e as possíveis variações climáticas relacionadas (Salgado Labourial, 2001). Essa técnica de análise tem sido aplicada em diferentes contextos ambientais do semiárido brasileiro, tais como ambientes lacustres e até mesmo em registros marinhos ao longo da plataforma continental, e constituem importantes elementos na interpretação paleoclimática regional uma vez que permitem

identificar diferentes contextos fitogeográficos, relacionados com ambientes úmidos, e suas respectivas idades a partir de métodos de  $^{14}\text{C}$ .

Esses registros palinológicos foram consultados em 10 artigos (Bouimetarhan et al, 2018; De Oliveira et al, 1999; Montade et al, 2014; Moraes et al, 2022; Passenda et al, 2005; Sifeddine et al, 2003; Mulitza et al, 2017; Pessenda et al, 2010; Utida et al., 2019). Isótopos de carbono analisados em solos carbonáticos também geraram dados paleoclimáticos regionais (Denver et al, 1987). Os resultados encontram-se disponíveis na figura 3.

Figura 3 – Dados da revisão paleoclimática referente a dados de palinologia



### 3. 2. 3 Indicadores Marinhos

A margem equatorial brasileira, no seu trecho com influência semiárida apresenta, desde a década de 1990, estudos em testemunhos sedimentares coletados no talude continental associado às Bacias Sedimentares do Ceará, Potiguar e Barreirinhas. Este setor eminentemente deposicional preservou um rico acervo paleoclimático diretamente associado à presença de sucessões de camadas terrígenas e marinhas. As primeiras estão relacionadas a pulsos de sedimentação terrígena (Arz et al., 1998; 1999a; Zhang et al., 2015) durante fases úmidas no último glacial (entre o MIS5 e 2), as quais estão associadas a momentos de maiores índices de

precipitação (Zhang et al., 2017), migração da ZCIT mais para o sul (Portilho-Ramos et al., 2017; Venancio et al., 2020) e enfraquecimento da AMOC/Corrente Norte do Brasil (Venancio et al., 2018; Meier et al., 2021).

Como proxies paleoclimáticos e/ou paleoambientais que comprovam essas fases úmidas nos sedimentos estão, por exemplo, as razões Ti/Ca; Fe/Ca (Arz et al., 1999b), REEs (Sousa et al., 2022) e os pólenes (Behling et al., 2000). Especificamente para a compreensão da interação oceano-atmosfera (e.g., temperatura, intensidade de corrente, posicionamento da ZCIT), destacam-se os proxies  $\delta D$ , razão Pa/Th (Mulitza et al., 2017),  $\delta^{18}O$  (Venâncio et al., 2018), Mg/Ca (Venâncio et al., 2020). Em relação às datações, elas são predominantemente realizadas nas carapaças de foraminíferos utilizando o radiocarbono.

A sistematização dos dados paleoclimáticos levantados pela interpretação dos depósitos marinhos submersos concentra dados a partir dos últimos 70ky (Figura 4), indicando contextos úmidos associados a ciclos deposicionais de origem continental. A figura 5 apresenta uma sintetização dos dados apresentados com proxies climáticos.

Figura 4 – Dados da revisão paleoclimática referente a dados de depósitos submersos na plataforma continental.

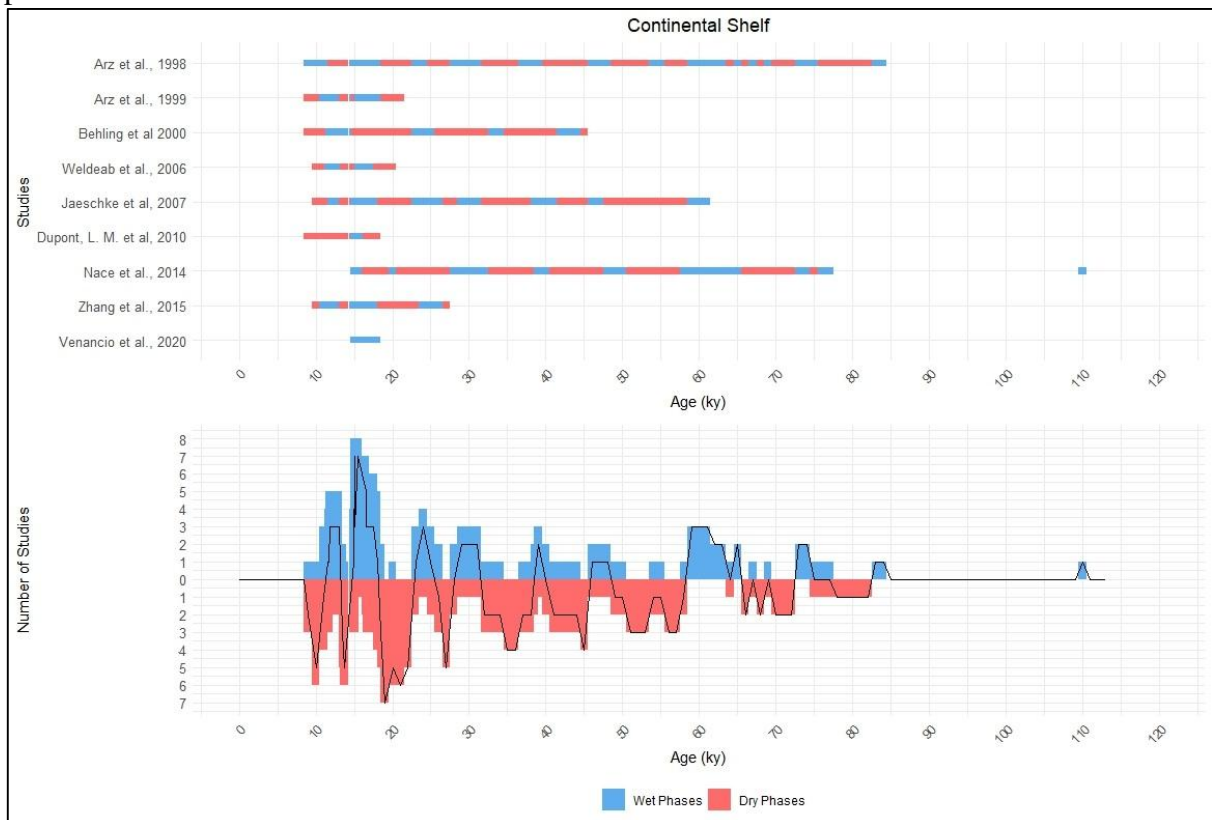
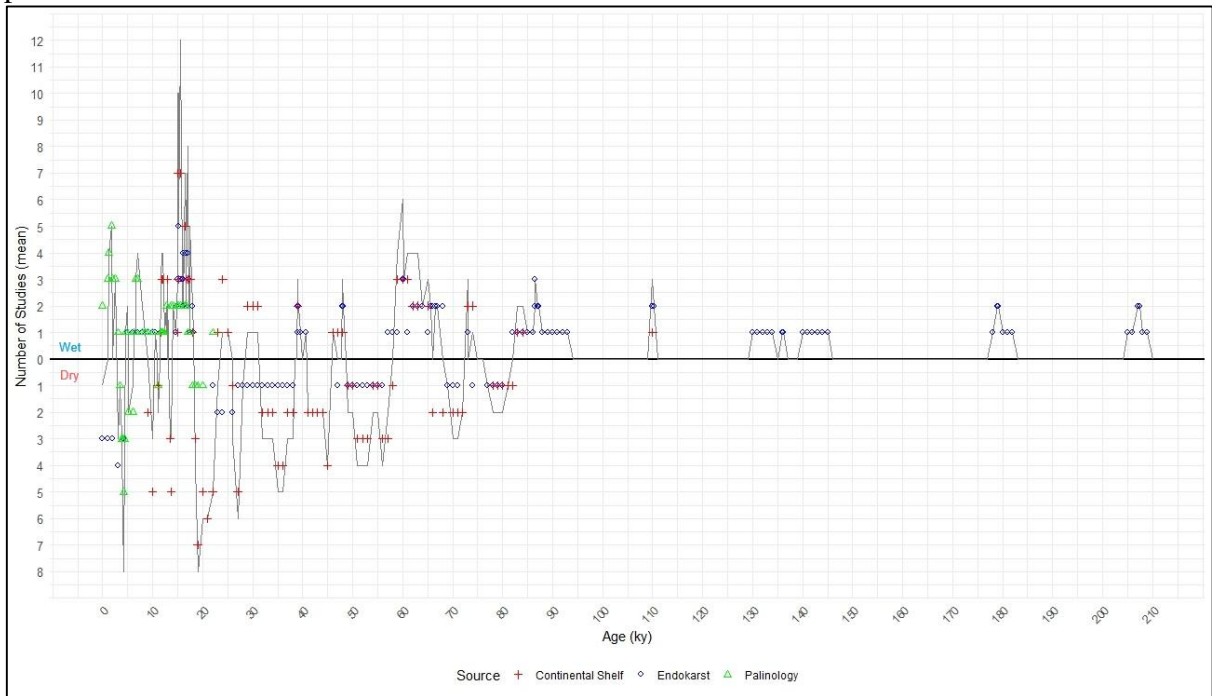


Figura 5 – Sistematização dos resultados de paleoclimas do semiárido brasileiro a partir de proxies climáticos.



### 3. 2. 4 Dados a partir de proxies não climáticos

Alguns trabalhos consultados indicam resultados acerca de contextos paleoclimáticos analisados a partir de proxies não climáticos, sobretudo relacionados ao uso de Luminescência Ópticamente Estimulada (LOE), termoluminescência e  $^{14}\text{C}$ . Como recortes espaciais desses estudos destacam-se ambientes dunares do litoral setentrional do NE, planaltos úmidos, ambientes estuarinos, planícies fluviais e depósitos eólicos do rio São Francisco, além de alguns estudos de paleossolos dispersos pelo semiárido.

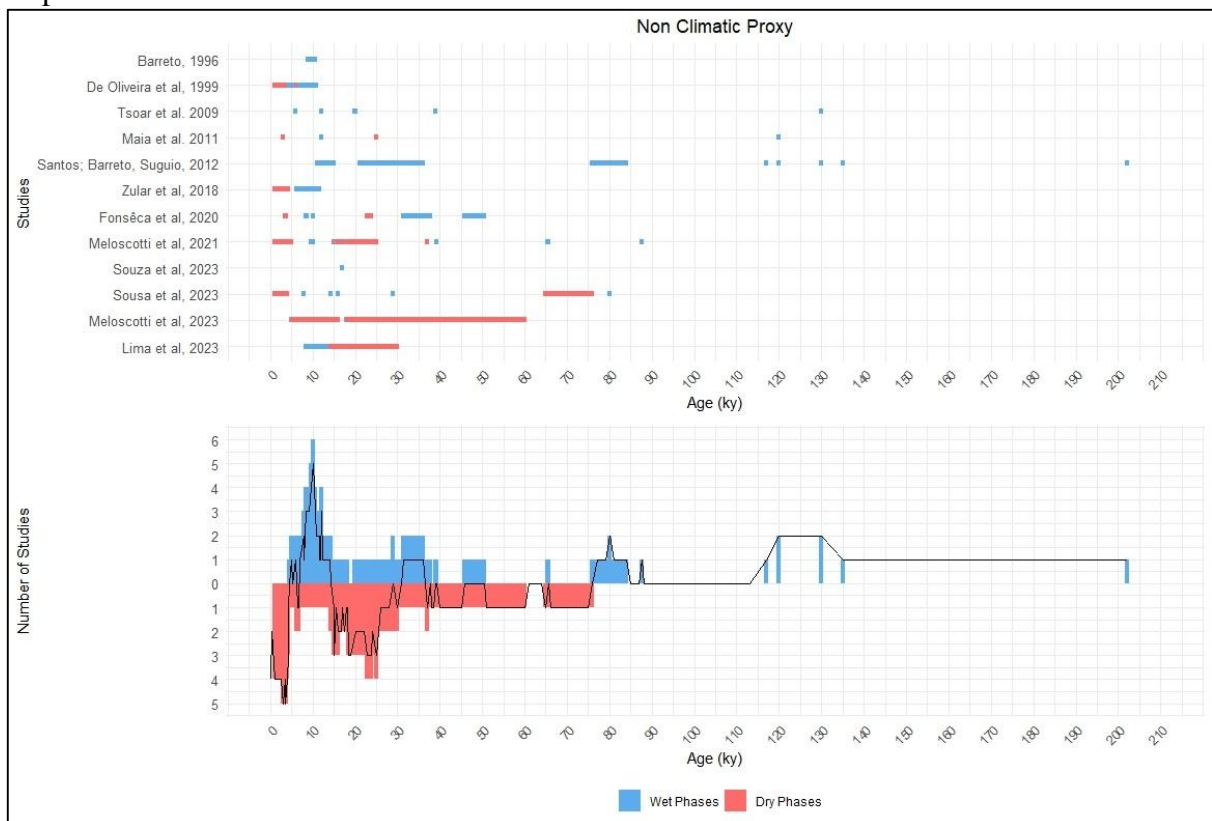
Nesses trabalhos a interpretação paleoclimática se deve a correlações entre depósitos aluviais, eluviais e coluviais (Santos; Barreto, Suguio, 2012; Sousa et al, 2023; Fonsêca et al, 2020; Lima et al, 2023; Zular et al, 2018; Souza et al, 2023; Listo et al, 2023) e eólicos (Barreto, 1996; Tsoar et al. 2009; Maia et al. 2011; Meloscotti et al, 2021; Meloscotti et al, 2023; De Oliveira et al, 1999) com contextos paleoclimáticos inferidos a partir da datação dos depósitos.

Esses trabalhos correlacionam contextos paleoclimáticos com depósitos aluviais indicando mudanças nos sistemas deposicionais e de incisão fluvial, análises pedológicas utilizadas para interpretar paleossolos ou processos pedogenéticos pretéritos, datações de sedimentos coluviais indicando possíveis relações paleoclimáticas com eventos de coluvionamento.

No caso das datações de gerações de dunas no litoral setentrional do NE as interpretações correlacionam climas mais secos maior ação eólica (Maia et al. 2011), justificando as diversas

gerações, enquanto climas úmidos indicam fases de fixação de dunas (Tsoar et al. 2009). No contexto dos campos de dunas no interior do continente (Dunas do São Francisco) as gerações de dunas foram interpretadas a partir de sequencias de depósitos aluviais do rio São Francisco em contextos climáticos úmidos, cujo material foi posteriormente sujeito à ação eólica (Meloscotti et al, 2021; Meloscotti et al, 2023; Barreto, 1996).

Figura 6 – Sistematização dos dados paleoclimáticos a partir de depósitos continentais com uso de proxies não climáticos no Nordeste brasileiro.



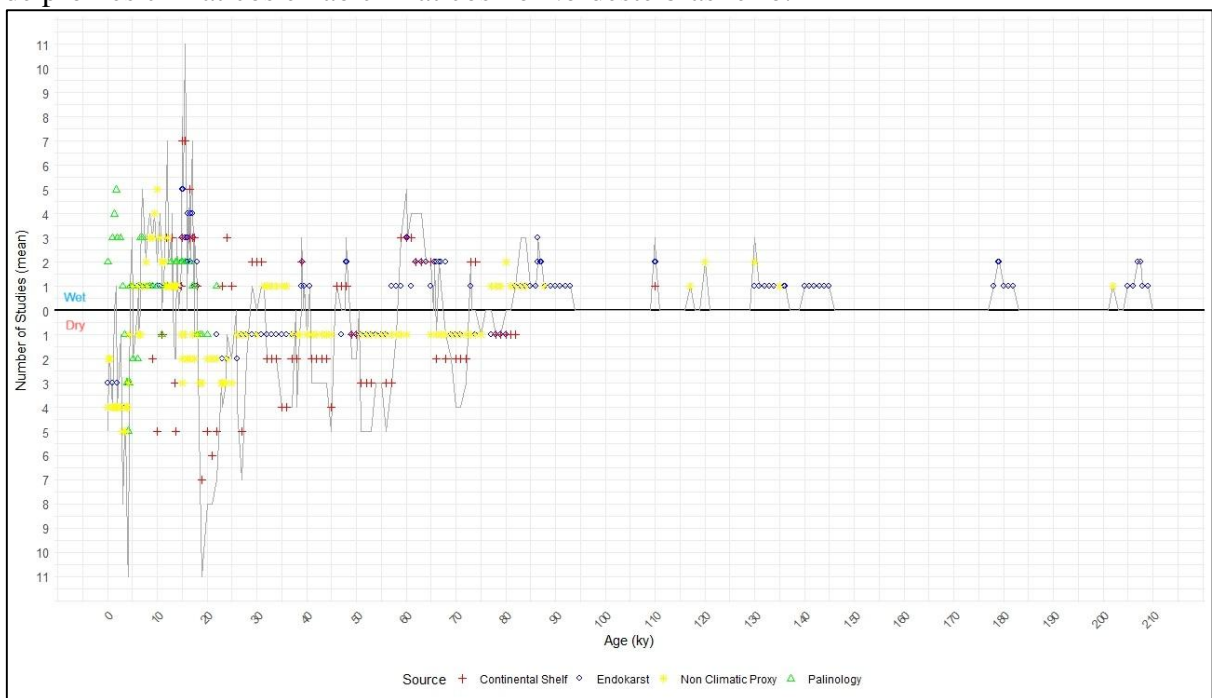
Alguns desses resultados possuem incoerência com os dados paleoclimáticos de proxies climáticos, conforme apresentado anteriormente e isso provavelmente está relacionado a generalizações interpretativas de caráter regional tendo como base eventos locais.

Os depósitos sedimentares superficiais constituem elemento de fundamental importância na interpretação paleoambiental do Nordeste brasileiro. O principal depósito sedimentar cenozoico regional é representado pelo Grupo Barreiras, que através de interpretações morfoestratigráficas estabeleceu-se uma idade preferencial do Neógeno, porém, estudos de laterização do Grupo Barreiras (Lima, 2010) indicam que estes podem ser até mais antigos, indicando ambientes mais úmidos anteriores ao Mioceno, que foi o período de intensificação da semiaridez regional (Harris; Mix, 2002). Apesar de muito relevantes para estudos paleoambientais regionais,

interpretações paleoclimáticas do Terciário não serão apresentadas nos resultados do presente trabalho, tendo em vista as limitações temporais dos métodos de datação. Dessa forma, a presente revisão concentra dados levantados referentes ao final do Pleistoceno e Holoceno a partir dos recortes espaciais anteriormente apresentados.

A figura 7 apresenta uma sintetização das informações de paleoclima no semiárido brasileiro a partir dos levantamentos de dados com proxies climáticos e não climáticos, de maneira que se possa realizar análises comparativas.

Figura 7 – Sistematização dos dados paleoclimáticos a partir de depósitos continentais com uso de proxies climáticos e não climáticos no Nordeste brasileiro.



## Modeling the distribution of herpetofauna in the Brazilian semiarid region

Alyne Bezerra Tabosa<sup>1\*</sup>, Robson Waldemar Ávila<sup>2</sup>, Augusto César Praciano Sampaio<sup>3</sup> and Frederico de Holanda Bastos<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Doctoral student of Postgraduate program in Ecology and Natural Resources, Pici Campus, Federal University of Ceará, Fortaleza – CE Zip Code 60440-9000, Brazil.

<sup>2</sup> Postgraduate program in Ecology and Natural Resources, Department of Biology, Pici Campus, Federal University of Ceará, Fortaleza – CE Zip Code 60440-9000, Brazil.

<sup>3</sup> Postgraduate program in geography Institutional, Department of Geography, Itaperi Campus, State University of Ceará, Fortaleza – CE, Zip Code 60.714-903, Brazil.

<sup>4</sup> Postgraduate program in geography Institutional, Department of Geography, Itaperi Campus, State University of Ceará, Fortaleza – CE, Zip Code 60.714-903, Brazil.

\* Correspondence: Alyne B. Tabosa alynebth@gmail.com

### Abstract

The Brazilian semi-arid housing the Caatinga biome, located between two humid biomes (Amazon and Atlantic Forests) and it is a region characterized by the presence of isolated humid environments, which represent important habitats for herpetofauna. This region underwent climate change in the Quaternary, with repercussions on the spatial distribution of humid forests. This study analyzed the distribution of herpetofauna species groups adapted to the humid enclaves of the Brazilian semiarid region based on species distribution modeling, focusing on the Last Interglacial (~120 kyr), Last Glacial Maximum (~22 kyr) and Middle Holocene (~6 kyr) periods. Paleoclimatic data available in WorldClim 1.4 were used in the study. The models showed good discriminatory capacity according to the groups analyzed (maximum temperature of the hottest month for lizards and snakes and annual precipitation for anurans), in addition to the high rainfall totals, which were important for all groups. Amphibians were more dependent on humid ecosystems, with their distribution impacted by drier periods. Lizards and snakes were more adaptable, with a greater distribution in these drier scenarios. These species had their range contracted between 35% (lizards) and 61% (snakes) in LIG, while amphibians had their range contracted by 73% compared to the current context.

**Keywords:** Species Distribution Modeling; Caatinga Biome; Quaternary Climate Change.

## 1. Introduction

The Brazilian semi-arid region, situated in the northeastern sector of the country, is a tropical semi-arid zone of low latitudes, of azonal character, where the caatingas domain is located, representing the largest continuous area of seasonally dry forests [1]. It is also noteworthy for its representation of the region with the greatest diversity of natural frameworks in the Brazilian intertropical context [2]. This region is considered to be most vulnerable to climate change in the context of South America, due to its strategic position in terms of Quaternary records of environmental change [3].

The current landscapes of the Brazilian semi-arid region have been shaped by natural processes influenced by the semi-arid climate, which has been dominant since the Neogene [4], interspersed with limited wet periods [5]. It has been demonstrated that this behavior has been responsible for changes in natural dynamics, with repercussions for pedogenetic, hydrological, morphogenetic and phytoecological processes [6]. This environmental history has resulted in a landscape marked by low semi-arid planning surfaces (“Sertaneja” surface - <300m) with humid and sub-humid elevated reliefs (residual mountains - 600-1,000m).

The altitude and geographical position of these mountains justify orographic rainfall and mild temperatures, which condition exceptional environments with annual rainfall totals of more than 1,000mm, while the lowered surfaces have values of between 400 and 800mm. These humid/sub humid mountains, also known as “brejos de altitude”, are covered by evergreen ombrophilous forest and are scattered throughout the semi-arid hinterlands, forming topographically elevated surfaces of varying dimensions that are subject to the influences of high altitude mesoclimates.

Despite the prevalence of semi-aridity from the Neogene onwards, significant climatic shifts occurred in the Brazilian Northeast, characterized by shorter periods of humidity. These shifts were particularly significant in terms of environmental change, contributing to the expansion of forested ecosystems and the retraction of caatingas [7]. The precise extent of the expansion of these forested areas remains to be determined; however, their occurrence was of fundamental importance in the dispersal of species between humid ecosystems [6], as well as for their isolation, such as that of herpetofauna.

Currently, 226 species of amphibians and 403 species of reptiles have been recorded in the Northeast region of Brazil [8]. Of these, approximately 243 species have been documented in the Caatinga, of which 61 are amphibians (57 anurans and four

cecilians) and 182 are reptiles (three crocodylians, seven chelonians, 11 amphisbaenians, 48 lizards and 113 snakes) [9]. The herpetofauna of the semi-arid region, particularly within the Caatinga biome, exhibits a notable degree of endemism, with estimates ranging from approximately 12% for amphibians to 37% for lizards [10].

In the Brazilian semi-arid, certain species of herpetofauna demonstrate a marked preference for occupying the humid environments located in the residual mountains (>600m). These humid environments provide optimal humidity and temperature conditions, as well as levels of rainfall that exceed 1,200 mm/year. These species are distinguished as bioindicators of humid environments, and the analysis of their spatial distribution can significantly contribute to the evolutionary biogeographical interpretation of the forested environments of the Brazilian semi-arid region [11].

The humid mountains of this region have a high species richness and a high rate of endemism [12]. Of the 57 amphibian species and 126 reptile species found in Ceará, approximately 55% are found in these areas [13]. The humid mountains provide shelter for a relict fauna, where species typical of the Atlantic Forest (e.g. *Leptodactylus natalensis*, *Proceratophrys renalis* and *Strobilurus torquatus*; [9]) and the Amazon (e.g. *Amphisbaena anomala*, *Rhinella dapsilis* and *Sibon nebulata*; [9, 14]) or even species common to both forest biomes (e.g. *Kentropyx calcarata* and *Xenopholis undulatus*; [9]). Species with a distribution in Cerrado gallery forests can also be found, such as *Norops brasiliensis* and *Drymoluber brazilii* [15]. In addition, several endemic species of amphibians (e.g. *Adelophryne baturitensis* and *Adelophryne maranguapensis* - [16]; *Rhinella casconi* - [9]; *Proceratophrys ararype* [17], 2018; *Pristimantis relictus* - [18]) and reptiles (e.g. *Leposoma baturitensis* - [19]; *Atractus ronnie* - [20]; *Placosoma limaverdorum* - [21]; *Apostolepis thalesdelemai* - [22]) have been described and others await formal description, such as *Amphisbaena* sp. [9].

Knowing the geographic distribution of species and how it changes over time is essential to characterize their evolutionary history and assess their vulnerabilities, especially for amphibians and reptiles, groups that are extremely threatened with extinction on the planet [23]. Among the available analysis strategies, Species Distribution Modeling (SDM) is a mathematical tool that relates locations of known occurrences with the environmental conditions in those locations to infer the potential distribution of species [24]. The application of SDM in biogeographic studies has enabled the assessment of the effects of climate change [25, 26]. Furthermore, SDM has been

utilized in paleoclimatic reconstructions, thereby facilitating the inference of the phylogeographic history of species [26].

The objective of this study is to analyze the distribution of herpetofauna species groups adapted to semi-deciduous to humid environments in the northern sector of the Brazilian semi-arid region (Figure 1). The focus is on the upper Pleistocene (Last Interglacial ~120 kyr and Last Glacial Maximum ~22 kyr) and Middle Holocene (~6 kyr), based on paleoclimatic data available in WorldClim 1.4 [27].

## **2. Methods**

### **2.1 Study Area**

The study area is located on a passive tectonic margin that encompasses two significant structural provinces in Brazil (Borborema and Parnaíba Provinces). The Borborema Province is distinguished by a complex lithostructural mosaic, comprising metamorphic rocks of Archean and Paleoproterozoic origin, plutonic rocks of Neoproterozoic provenance, and sedimentary basins of Mesozoic age. The Parnaíba Province is a vast Paleozoic sedimentary basin, which in the study area represents the Ibiapaba plateau and the western lowered sectors.

During and after the opening of the Atlantic Ocean in the upper Cretaceous period, this entire region experienced widespread uplift related to the rift phase and subsequent flexural uplifts [28]. From the Cenozoic epoch onwards, denudational actions began to exert a dominant influence on regional morphogenesis, with differential erosion being the primary agent responsible for sculpting the reliefs of this region. This process elucidates the pervasive preservation of residual topography and high environments above the low planning surfaces.

Regional denudation intensified from the Miocene onwards, with climatic aridification [4], and was responsible for formation of the final stage of the current geomorphological configuration, characterized by vast low planning surfaces (Sertaneja surface), with elevations of less than 300m, interspersed with residual mountains (600-900m) of varying size and shape (with sedimentary and crystalline rocks).

This area has a preferably semi-arid climate with annual rainfall totals ranging from 400-800mm on the dry plateau surfaces and exceeding 1,000mm in the humid sectors of the plateaus and some coastal areas. In paleoclimatic terms, semi-aridity has predominated regionally since the Neogene [4], interspersed with shorter wet periods [5].

This climatic and paleoclimatic context was responsible for the regional morphopedological evolution.

In the context of biogeography, the region is distinguished by the presence of the caatinga domain (xeric vegetation), interspersed with enclaves of humid ombrophilous forests situated within the somite sectors of the plateaus (humid forest). These environments constitute the focal point of the present modelling analysis. These isolated humid ecosystems underwent cycles of expansion and retraction in response to the paleoclimatic variations that characterized the Quaternary period.

These high-altitude rainforests in NE Brazil are classified as the Northeastern Atlantic Forest and are influenced by the Amazon biome as well as the Atlantic Rainforest, which makes them different from the rest of the Brazilian Atlantic Rainforest.

## **2.2. Herpetofauna distribution data**

The presence records of the species groups were obtained from primary data in the Herpetological Collection of the Federal University of Ceará, and are expressed in the form of decimal geographic coordinates. The specimens deposited in the Collection were collected between 1968 and 2024 using different methodologies (e.g. active search and pitfall traps) in environments located on Ibiapaba and Araripe plateaus and Baturité, Maranguape, Aratanha, Meruoca and Uruburetama massifs. The distribution of specimens of the selected species outside the humid mountains (for example, in the low planning surface and the coastal region), as well as their distribution in adjacent biomes (Amazon, Cerrado and Atlantic Forest), was also utilized to enhance the modelling.

Duplicate and spatially correlated records were removed for a separation compatible with the spatial resolution of the predictor environmental variables (minimum of one record per grid cell).

Thirty-four representative herpetofauna species were selected and combined into three functional groups: Anura (Amphibia), lizards (Squamata) and snakes (Squamata), which had 102, 117 and 104 presence records qualified for model calibration, respectively. These groups were selected due to their restricted distribution in the humid mountains of this semi-arid region, although some species are endemic (e.g. *Adelophryne maranguapensis*, *Pristimantis relictus*) and others have a disjunct distribution in this

humid mountains but also occur in other biomes (e.g. *Odontophrynus carvalhoi* and *Chironius exoletus*).

The species selected include 14 anuran species: *Adelophryne baturitensis*; *Adelophryne maranguapensis*; *Adenomera juikitam*; *Dendropsophus tapacurensis*; *Leptodactylus natalensis*; *Leptodactylus siphax*; *Odontophrynus carvalhoi*; *Pristimantis relictus*; *Proceratophrys ararype*; *Proceratophrys renalis*; *Pseudopaludicola jaredi*; *Rhinella casconi*; *Rhinella dapsilis*; *Scinax tropicália*; 6 species of Lizards: *Enyalius bibronii*; *Leposoma baturitensis*; *Ophiodes striatus*; *Placosoma limaverdorum*; *Stenolepis ridleyi*; *Strobilurus torquatus* and 14 species of snakes: *Apostolepis thalesdelemai*; *Atractus ronnie*; *Bothrops sp1*; *Bothrops sp2*; *Chironius dracomaris*; *Chironius exoletus*; *Drymoluber brazili*; *Drymoluber dichrous*; *Imantodes cenchoa*; *Lachesis rhombeata*; *Sibon nebulatus*; *Spilotes sulphureus*; *Taeniophallus affinis*; *Xenopholis undulatus*.

### 2. 3 Predictive environmental variables

Initially, 15 bioclimatic variables were obtained from the WorldClim 2.1 database [29], with the four variables combining temperature and precipitation excluded on account of the spatial discontinuities identified in South America. The variables have mean values for the years 1970-2000 (baseline) and a spatial resolution of 30 arc seconds (~1 km at the equator).

The subsequent step involved the separation of sets of correlated variables that exhibited a Spearman's correlation coefficient  $|\rho| \geq 0.7$ . This threshold is a reliable indicator of the onset of collinearity-induced distortions in the model's estimate and its predictive capacity [30]. In order to maximise the number of eligible independent variables, a single variable was selected from each set of correlated variables. Consequently, a total of six variables were selected from the original set for further analysis: The following bioclimatic variables were analyzed: isothermality (Bio3), maximum temperature of the warmest month (Bio5), annual thermal amplitude (Bio7), annual precipitation (Bio12), precipitation of the driest month (Bio14) and precipitation seasonality (Bio15).

### 2. 4 Calibration and Modeling

The generation of all models was undertaken using the Maximum Entropy algorithm (Maxent) version 3.4.1 [31], with the R computing environment version 4.3.1 [32] serving as the interface. The scripts employed, which provide comprehensive descriptions of the operational procedures for the aforementioned steps, are available in the online repository "GitHub". Available in the Supplementary Material (Appendix 1).

Maxent is a machine learning method that estimates the probability of the maximum entropy distribution in geographical space, i.e. the most uniform distribution possible subject to the restrictions imposed by the predictor variables [33]. The models' predictions return an estimate of the habitat's suitability for the species, ranging from 1 (suitable) to 0 (unsuitable).

#### **2. 4. 1 Candidate Models**

In order to optimize the complexity parameterisation for the SDM, candidate models were created using the "kuenm\_cal" function of the "kuenm package" of the R library [34]. The calibration records were divided into training (75%) and test (25%) points, from which candidate models were created with various combinations of Regularization Multipliers (RM), Feature Classes (FC), totaling 527 models with unique parameterizations. The employment of species-specific tuning has been demonstrated to enhance the efficacy of models by circumventing the overfitting and enhancing transferability.

The "kuenm\_ceval" function of the R library's "kuenm package" was utilized to evaluate the candidate models and select the optimal parameters for modelling. The selection was based on three criteria in order of priority: firstly, statistical significance using partial ROC (calculated by bootstrap resampling of 50% of the test data and 100 iterations); secondly, lowest omission rate considering a threshold  $E=5\%$ ; and thirdly, Akaike's information criterion represented by delta values  $AICc \leq 2$  were used to select models of appropriate complexity [34].

#### **2. 4. 2 Fitting and evaluating the final models**

The final models were adjusted to the occurrence data of the three groups of species and the climatic conditions of the baseline (1970-2000) with the parameterizations suggested in the evaluation of the candidate models. The final model was derived from an average of 10 replications, with 25% of the occurrence records being separated for internal evaluation (AUC train) and the remaining 75% being utilized for

training, with replacement at the conclusion of each replication. Cross-validation was applied to assess the predictive performance of the data retained in each round. The "maxent" function from the R library "dismo" [35] was utilized to adjust the models.

The performance and statistical significance of the final models were evaluated using species records obtained from the Global Biodiversity Information Facility (gbif.org) and SpeciesLink (splink.cria.org.br) online databases. In order to circumvent the issue of spatial autocorrelation, a minimum distance of 1 arc minute (~2 km) was implemented as a criterion for the selection of test records, with this distance being measured from the calibration data. Statistical significance was measured using a partial ROC test (calculated by bootstrap resampling 50% of the test data and 1000 iterations). This approach is considered a more appropriate indicator of statistical significance in SDMs with presence-only data [35]. The performance of the model was calculated using omission rates ( $E = 5\%$ ) for test data [34]. The functions "pROC" and 'omission\_rate', which are part of the "Ntbox package" of the R library, were utilized in this study.

#### **2. 4. 3 Transfer to paleoclimate scenarios**

The models were transferred to paleoclimate scenarios whose bioclimatic variables were obtained from the WorldClim 1.4 online database [27], available for the Middle Holocene (MH ~ 6 kyr), Last Glacial Maximum (LGM ~ 22 kyr) and Last Interglacial (LIG ~ 120-140 kyr).

Paleoclimate distribution estimates for MH and LGM were derived from the Global Climate Model (GCM), MIROC-ESM [36], which is part of the CMIP5 database. The information on LIG climate data was based on Otto-Bliesner et al. (2006) [37]. The same set of predictor variables with a resolution of 30 arc seconds (~1 km at the equator) was utilised for transferring the MH and LIG models, and 2.5 arc minutes (~4.5 km at the equator) for LGM (maximum resolution available).

The models were transferred with the "extrapolation" and "clamping" configuration. That is to say, the response in areas with environments different from those of the calibration area is fixed at levels presented on the periphery of the calibration environmental space. In order to assess the risk of extrapolation, the "kuenm\_mmop" function from the "kuenm package" of the R library was utilized [34]. The function under discussion is tasked with the calculation of the so-called "mobility-oriented parity" (MOP). These layers are indicative of areas where there are strict extrapolation risks in

the projection layers. The MOP layers are available in the supplementary material (see Appendix S2).

### **3. Results**

#### **3.1 Model performance**

All models demonstrated significant partial ROC AUC ratio values ( $p < 0.05$ ), ranging from 1.34 (lizards) to 1.49 (anurans), indicating models with adequate discriminatory capacity (see Table 1 for details). An AUC ratio greater than 1 indicates superiority over random predictions. The omission rate for the 5% tolerance threshold in the training data was found to be less than 0.05 in the test data for both the lizard and snake groups. However, for the frog group, this rate was higher (0.20), indicating a slight overfitting scenario. It is noteworthy that this rate was only 0.04 at the 0% threshold (see Table 1 for details).

#### **3.2 Contribution of predictor variables**

The mean percentage contributions of the predictor variables to the species group distribution models are displayed in Table 2. The variables that contributed most significantly were the maximum temperature of the warmest month (Bio5) for lizards (48%) and snakes (51%) and annual rainfall (Bio12) for anurans (66.52%), although these also figure as the second most important in their models, according to Table 2. The variables that contributed the least, or with a contribution of less than 2%, were rainfall seasonality (Bio15) and annual thermal amplitude (Bio7). For comparison, the permutation importance of the variables is available in the supplementary material (Appendix 3).

The species groups demonstrated a high sensitivity to the elevated temperature extremes depicted in bio5, where the majority of the high suitability distribution ( $>0.5$ ; green boxplots) is situated below maximum temperatures of 30°C. Conversely, regions exhibiting lower suitability (i.e. those falling below the 0.5 threshold, as indicated by the orange boxplots in Figure 2 a, c, e) are predominantly situated above this limit. Annual rainfall totals (bio12) were also important for the distribution of groups, with the most suitable areas (green boxplots) associated with rates greater than 1000 mm per year. Amphibian species demonstrated greater dependence on annual rainfall (distribution

around 1500 mm) while snakes and lizards occupied a wider rainfall distribution range, mainly in the LGM (Figure 2 b, d, f).

### 3.3 Spatial distribution of species

The species analyzed have behavior that is directly associated with humid environments, which, in the context of the Brazilian semi-arid region, are found in humid mountains and coastal areas. Among the groups analyzed, it is evident that amphibians exhibit the greatest dependency on humid ecosystems, a phenomenon that is particularly pronounced during the Middle Holocene and the Last Interglacial periods. During these epochs, the distribution of amphibians was significantly impacted by drier periods, as evidenced by numerous isolated records. Lizards and snakes demonstrated slightly greater adaptability, exhibiting a more extensive spatial distribution in these drier scenarios (Figure 3). The present study found that the range of these species had undergone contraction by between 35% (lizards) and 61% (snakes) in LIG, while the range of amphibians had undergone contraction by 73% in the same period in relation to their current range, which is already lower than that of the other groups (Table 3).

According to the extant documentation, the species is present in the elevated regions of crystalline massifs (Borborema, Baturité, Uruburetama, Meruoca, Machado, Serra das Matas and Martins/Portalegre), sedimentary plateaus (Ibiapaba and Araripe) and northern coastal sectors in state of Ceará and eastern coastal sectors in the states of Pernambuco and Paraíba. In these areas, the elevated levels of precipitation result in environments characterized by increased biodiversity, a phenomenon attributed to the latitudinal biodiversity gradient.

When analyzing the species distribution models for the Middle Holocene, a drier context and greater isolation of humid spaces can be seen, with occurrence restricted to limited elevated sectors of the Baturité, Uruburetama and Meruoca massifs, in Ceará, in the more humid sectors of the Borborema Plateau in Pernambuco and Paraíba and in the eastern coastal sectors (Figure 3). A contraction in relation to the current scenario was observed in MH, indicating a modest recovery of suitable areas for the species, with the exception of lizards, whose range expanded by 18% in MH, displaying an uninterrupted contraction for this group (Table 3).

In the wettest scenario of the Last Glacial Maximum, the higher humidity conditions justify a greater spatial representation of the groups analyzed, with possible connections along the Ibiapaba and Araripe plateaus, the Borborema massif and the eastern coastal zone, as well as possible connections between the crystalline massifs of Ceará (Figure 3). It is important to acknowledge that the connections are significantly more probable for the lizard and snake groups. This is attributable to the constraints on their dispersal and their reliance on bodies of water for reproductive purposes in anurans.

In this scenario, despite the models suggesting an expansion of approximately 600% for amphibians in relation to their current range (see Table 3), they remained isolated along the inland enclaves, showing continuity only on the eastern coast (see Figure 3). In contrast, the range of lizards and snakes expanded by 505% and 420%, respectively, during the Last Glacial Maximum (Table 3). Despite remaining isolated within the north-central Ceará enclaves, these species maintained a certain degree of connectivity between the Araripe Plateau, the mountains in Paraíba and Pernambuco, and the eastern coast (Figure 3).

#### **4. Discussion**

The distribution of herpetofauna species in the analyzed sector of the Brazilian semi-arid region is directly related to the maintenance of humid ecosystems in the forested enclaves at the top of the mountains scattered along the caatingas biome. It is evident that these environments have become isolated over the course of the region's geomorphological evolution. They have been configured as mountain refuges, which has resulted in them acquiring a high value for biodiversity conservation. This has led to them being characterized as global priority points for biodiversity conservation.

Morphostratigraphic interpretations for the passive margin context of northeastern Brazil indicate a long-term evolution of the mountains, commencing with Cretaceous uplifts, followed by planing phases throughout the Cenozoic [28]. These processes have been identified as the primary agents responsible for shaping the contemporary morphological configuration of the plateaus, a consequence of differential erosion. The aridification of the climate from the Neogene onwards [4] was fundamental in the final phase of sculpting the plateaus and isolating the highland marshes, which were responsible for isolating the fauna and consequent speciation processes. The consequence

of this phenomenon in the present context is the emergence of endemic and endangered species.

During the Paleogene to the Lower Miocene a diverse tropical forest dominated the landscape where today we find open vegetation biomes, such as in northeastern Brazil [38]. Arid climatic conditions from the Miocene onwards were responsible for the removal of this humid environment.

The data from the herpetofauna distribution modelling indicates a concentration of the groups analyzed in the somite sectors of these plateaus, without a significant regional expansion of occurrence in the periods under study. This phenomenon can be attributed to the time frame encompassed by the modelling, which encompasses paleoclimatic contexts of 6 kyr, 22 kyr and 120 kyr. During the Upper Pleistocene, the current regional geomorphological configuration had already been established, perhaps since the Neogene period. In this sense, the modelling analyses significant paleoclimatic variations in an environmental context in which humid mountains were already isolated.

The isolation of ecosystems during the Miocene period is supported by the findings of several studies, including those utilizing molecular clocks of anuran and squamate species commonly found in forest environments. These studies have indicated that a significant proportion of extant species originated within the last 10 million years [11, 39, 40, 41]. The uplift of the Andes during the Miocene and Pliocene (~10-4 Ma) resulted in the obstruction of atmospheric flow from the Pacific Ocean to the continent, thereby leading to an increase in aridity and, consequently, the formation of South America's Diagonal Open Formations [42]. This increased dispersal among species from open areas, such as Tropicuridae [38], was accompanied by greater isolation of species in humid environments [11, 41].

The existence of isolated refuges during dry climatic periods in the Tertiary/Quaternary helps to explain the current biogeographic patterns of anurans in South America [43]. Even with the isolated configuration of the highland marshes in the modeling time interval, the period between the upper Pleistocene and the Holocene is marked by important climatic changes recorded through various proxies, such as continental shelf deposits [5]; endocarst environments [6] and palynological indicators [44]. These studies correlate paleoclimatic variations between dry and humid climates with global events such as the vertical oscillations of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ), global variations in ocean levels, the Heinrich and Younger Dryas Events.

The existence of forest corridors across the Caatinga region during the climatic fluctuations of the Pleistocene is indicated by several lines of evidence [38]. The interpretation of the connections between the Amazon and the Atlantic Forest indicate possible routes through the coastal zone or the humid plateaus of the Caatinga [45]. Paleoclimatic events characterized by elevated humidity levels fostered the proliferation of gallery forests and deciduous and semi-deciduous forests across the humid plateaus [44]. The expansion of humid environments is documented to have occurred during the HS1, Younger Dryas (YD) and MIS 4 events [5].

The context of climatic variations was conducive to the proliferation of humid forests, which replaced or coexisted with the caatingas, thereby facilitating the increased spatial dispersion of species characteristic of wetter biomes, such as the Atlantic Forest and the Amazon [6]. In the specific case of the groups analyzed, a limitation in terms of connectivity between humid environments is evident, especially in the enclaves of north-central Ceará. Among these, the amphibians demonstrated the most pronounced degree of spatial isolation, even during the LGM, while snakes and, to a lesser extent, lizards exhibited relative connectivity between the Araripe Plateau, the mountains of Paraíba and Pernambuco, and the eastern coast of Borborema during the LGM. It is hypothesized that this pattern may have been responsible for the diversification of some lineages, thereby promoting speciation, as evidenced by the case of the snake *Chironius dracomaris* [46].

This expansion of humid forest enclaves during the LGM suggests a distinct biogeographic history among the Atlantic Forest enclaves during the climatic fluctuations of the late Pleistocene, where the enclaves of the north-central portion expanded their range while the southern portion showed instabilities during periods of glacial maximums, characterized globally as colder and drier [25, 26].

According to the modeling results, the variable that contributed most to lizards (48%) and snakes (51%) was the maximum temperature of the warmest month (Bio5) (Table 2). This can be explained by the fact that the evolution and diversification of Squamata is extremely linked to warmer environments [48], i.e. as ectotherms their body temperature is highly dependent on the environment and warmer environments and periods favor thermoregulation [46, 47].

The annual rainfall variable (Bio12) was found to be the most significant predictor of anurans (66.52%) (Table 2), thereby indicating a clear correlation between this group and humid environments [48]. This correlation is attributed to physiological and reproductive

factors. The relationship between rainfall and anuran diversity has been demonstrated in various locations around the world, with the rainfall regime having an impact on various aspects of life, especially in relation to survival and reproduction [49].

Studies of the impact of climate change on herpetofauna indicate a strong relationship between variations in temperature and rainfall parameters and aspects such as water regulation, oxygen intake, mating, development, metamorphosis, growth and sexual reversal in amphibians, as well as changes in key aquatic habitats for some species.

As demonstrated in Table 2, precipitation seasonality (Bio15) and annual thermal amplitude (Bio7) were found to be amongst the least significant variables in terms of their contribution to the modelling process, with their impact being less than 2%. This is attributable to the minimal influence exerted by these variables on the configuration of high-altitude wetlands. The Brazilian semi-arid region is distinguished by spatial and temporal rainfall irregularity, with increased variability in dry areas of plateau surfaces and decreased variability in humid plateaus. These plateaus exhibit a prolonged rainy season relative to their surroundings. Conversely, in tropical regions, the annual temperature range is negligible due to the presence of small variations and greater annual regularity throughout the seasons. The regional averages in these areas range from 26 to 29°C in inland regions and from 21 to 23°C in mountainous environments, where the annual temperature range does not exceed 5°C.

## **5. Conclusion**

The present study sought to analyze the effects of climate change in the Upper Pleistocene/Holocene on the spatial distribution of herpetofauna in the Brazilian semi-arid region using geostatistical modelling. The data are highly relevant for analyzing the resilience and dispersal capacity of these groups in a context of natural ecological isolation of humid environments in dry tropical natural domains.

Herpetofauna, occupying an intermediate position in the food chain, play an important role in biodiversity conservation. They act as predators and prey, in seed dispersal, as indicators of environmental quality, and as pest controllers. Consequently, research focusing on the ramifications of climate change on their distribution is imperative, particularly within the context of Neotropical environments.

Predictive modeling of representative species of herpetofauna in the semi-arid of northeastern Brazil revealed alternating biogeographic patterns of expansion (LGM) and retraction (MH and LIG) of the range of these species in relation to their current distribution. It is possible to infer from the modeling that (I) there was range expansion for all groups during the LGM, (II) the herpetofauna species had already been spatially isolated since the Upper Pleistocene, which corroborates the hypothesis of older genetic isolation, which is in line with the divergence of lineages prior to the Pleistocene [50]. This is true for all the groups analyzed in the enclaves of north-central Ceará and especially for anurans from all the regional enclaves. On the other hand, the Araripe, Paraíba and Pernambuco mountains showed a relative connection with the Atlantic forest strip of the eastern coast during the LGM for species of Squamata (lizards and snakes). This is in line with what was found by [26] for plant species representative of the Atlantic forest. (III) All groups of herpetofauna species were sensitive to high maximum temperatures, above 30°C, while preferentially occupying areas of higher humidity with an annual precipitation rate of over 1000mm.

The observed sensitivity of the species groups to extreme temperatures, as represented by the bio5 variable, coupled with the spatial isolation of the high-altitude enclaves, gives rise to concerns regarding the maintenance of their suitable habitats in future climate change scenarios, where significant increases in temperature are anticipated. This issue necessitates further research.

Finally, it is imperative to emphasize that species with restricted distribution, whose areas of occurrence are subject to intense anthropogenic impacts, such as the high-altitude wetlands of the Brazilian semi-arid region, necessitate urgent action for their conservation [11].

### **Acknowledgements**

The authors are grateful for funding from national public agencies (Robson Waldemar Ávila – CNPq 307722/2021-0; FUNCAP UNI-0210-00556.01.00/23; Frederico de Holanda Bastos – CNPq 310887/2021-6; FUNCAP FDP-0213-00193.01.00/23)."

FIGURAS DO ARTIGO

Figure 1

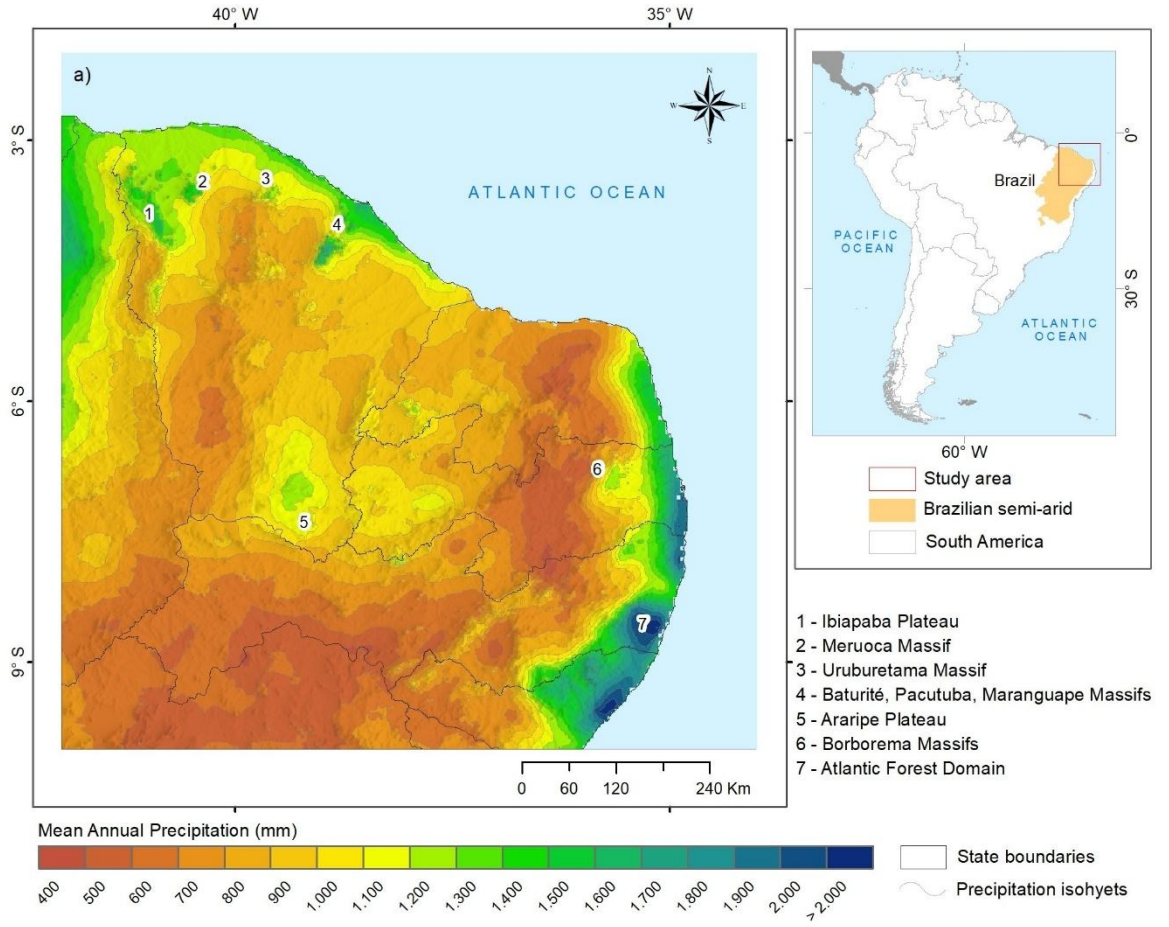
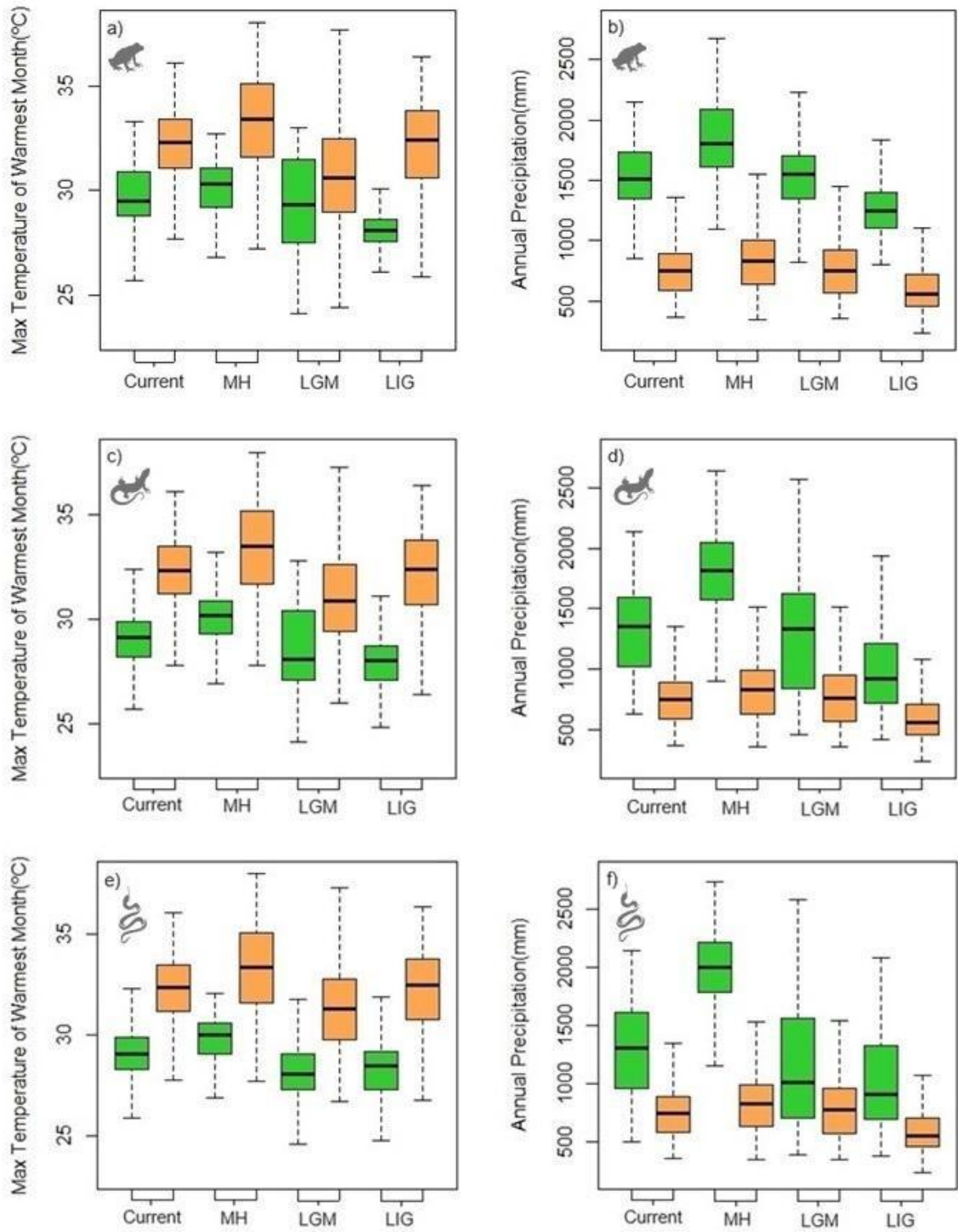
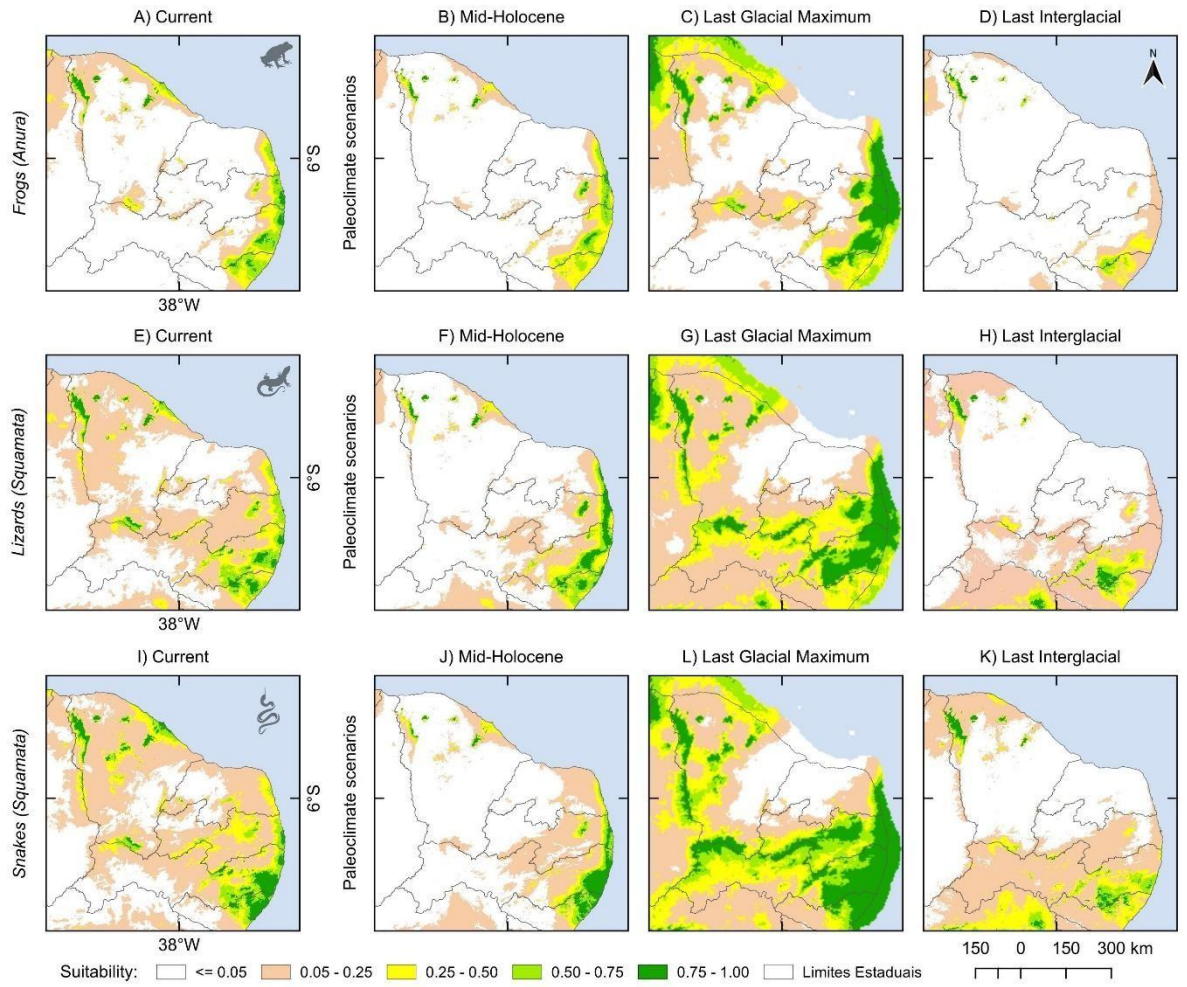


Figure 2



**Figure 3**



## Figure Legend

**Figure 1:** Figure 1 - Location of the study area (semi-arid region of northeastern Brazil) with a representation of the average annual rainfall over the regional topography, identifying the main humid environments.

**Figure 2:** Distribution intervals of units in the study area (cell grid) in relation to the most important predictors in areas with a habitat suitability index  $> 0.5$  (green) and  $< 0.5$  (orange) for anurans (a, b), lizards (c, d) and snakes (e, f) in the current and paleoclimate scenarios. In the boxplots, the polygons represent 50% of the samples, the central line of each polygon represents the median and the lower and upper lines represent the first and third quartiles (25 and 75 percentiles) of the variation in the maximum temperature of the warmest month (Bio5) in °C (a, c, e) and the variation in annual rainfall (Bio12) in mm (b, d, f).

**Figure 3:** Geographical range of herpetofauna species groups modeled for current conditions, climate scenarios of 6 kyr (Middle Holocene), 22 kyr (Last Glacial Maximum) and 120 kyr (Last Interglacial) in the semi-arid sector of northeastern Brazil. The color maps represent suitability, where dark green represents the highest probability of occurrence  $>0.75$ .

**Table 1.** Results of the performance evaluation of the EAW for the herpetofauna species groups using the partial ROC AUC ratio (pAUC ratio) and statistical significance calculated by bootstrap resampling of 50% of the test data and 1000 iterations. The omission rates (OMRs) for the 0 and 5% thresholds are shown in addition, as well as the traditional AUC with training and test occurrence data.

Evaluate Values						
	pAUC ratio	p- value	OMRS 0%	OMRS 5%	AUC Test	AUC Training
Anurans	1.49	0.00	0.04	0.20	0.90	0.95
Lizards	1.34	0.00	0.00	0.00	0.88	0.86
Snakes	1.45	0.00	0.00	0.04	0.91	0.92

**Table 2.** Average contribution of environmental predictor variables to the EAW

	Variables Contributions %					
	Bio12	Bio14	Bio15	Bio3	Bio5	Bio7
Anurans	66.52	6.04	0.74	5.02	20.29	1.39
Lizards	31.09	12.52	0.66	5.95	48.43	1.35
Snakes	39.97	0.83	0.01	7.85	51.34	0.00
Average	45.86	6.46	0.47	6.27	40.02	0.91

Bio12 – Annual precipitation; Bio14 – Precipitation of the driest month; Bio15 – Seasonality of precipitation; Bio3 – Isothermal activity; Bio5 – Maximum temperature of the warmest month; Bio7 – Annual temperature range.

**Table 3.** Absolute and relative values of areas with high habitat suitability (>0.75) for the species in the group in relation to the current climate scenario in the study area.

		Climate Scenarios			
Interval		Current	Mid-	LGM	LIG
(year)		(1970-2000)	Holocene	(22 kyr)	(120-140 kyr)
			(6 kyr)		
Anurans	Area (km <sup>2</sup> )	6227	3350	43578	1700
	Range shift (%)		-46.21	+599.80	-72.69
Lizards	Area (km <sup>2</sup> )	9780	11585	59177	6347
	Range shift (%)		+18.46	+505.11	-35.10
Snakes	Area (km <sup>2</sup> )	17495	12001	90982	6883
	Range shift (%)		-31.40	+420.06	-60.66

## REFERÊNCIAS

- AB’SÁBER, Aziz Nacib; O Domínio Morfoclimático Semi-Árido das Caatingas Brasileiras. **Geomorfologia**, São Paulo, IG – USP, n. 43, 1974.
- AB’SÁBER, Aziz Nacib; **Os Domínios da Natureza no Brasil**: Potencialidades Paisagísticas. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003.
- ALMEIDA, Fernando. F. M.; HASUI, Yociteru; BRITO NEVES, B. B. e FUCK, Reinhardt. A. Brazilian structural provinces: an introduction. **Earth-Science Reviews**, Amsterdam, v. 17, n. 1-2, p. 1-29, 1981.
- ALVAREZ, Clayton Alcarde; STAPE, José Luiz; SENTELHAS, Paulo César; GONÇALVES, José Leonardo de Moraes; SPAROVEK, Gerd. Köppen’s climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2014. DOI: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- ANDERSON, Robert P.; GONZALEZ, Israel. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 222, n. 15, p. 2796–2811, 2011.
- ANDRADE-LIMA, Dárdano. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivo do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco**, v. 5, p. 305-341, 1960.
- ARAUJO, Helder F. P.; GARDA, Adrian Antonio; SILVA, Weber Andrade de Girão; NASCIMENTO, Nayla Fábila Ferreira; MARIANO, Erich de Freitas; SILVA, José Maria Cardoso. The Caatinga region is a system and not an aggregate. **Journal of Arid Environments**, Amsterdam, v. 203, 2022, p. 104-778, ISSN 0140-1963, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104778>.
- ARZ, Hegel W.; PATZOLD, Jürgen; WEFER, Gerold. Correlated millennial-scale changes in surface hydrography and terrigenous sediment yield inferred from last-glacial marine deposits of northeastern Brazil. **Quaternary Research**, Cambridge, v. 50, p. 157–166, 1998.
- ARZ, Hegel W.; PATZOLD, Jürgen; WEFER Gerold. Climatic changes during the last deglaciation recorded in sediment cores from the northeastern Brazilian Continental Margin. **Geo-Marine Letters**, Berlin, v. 19, p. 209–218. 1999a.
- ARZ, Hegel W.; PATZOLD, Jürgen; WEFER Gerold. The deglacial history of the western Tropical Atlantic as inferred from high resolution stable isotope records off northeastern Brazil. **Earth Planetary Science Letters**, Amsterdam, v. 167, n. 1-2, p. 105–117, 1999b.
- AULER, Augusto S., SMART, Peter L. Late Quaternary paleoclimate in semiarid northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water-table speleothems, **Quaternary Research**, Cambridge, v. 55, p. 159–167. 2001.
- AULER, Augusto S.; WANG, Xianfeng; EDWARDS, R. Lawrence; CHENG, Hai; CRISTALLI, Patrícia S.; SMART, Peter L.; RICHARDS, David A. Palaeoenvironments in semi-arid northeastern Brazil inferred from high precision mass spectrometric speleothem and

travertine ages and the dynamics of South American rainforests. **Speleogenesis and Evolution of Karst Aquifers**, Postojna, v.2, p. 1-4. 2004a.

AULER, Augusto S.; WANG, Xianfeng; EDWARDS, R. Lawrence; CHENG, Hai; CRISTALLI, Patrícia S.; SMART, Peter L.; RICHARDS, David A. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Quaternary Science**, Hoboken, v. 19, p. 693-701, 2004b.

ÁVILA, Robson Waldemar; FERREIRA-NETA, Aldenir; FERREIRA, Antonia J. M. G.; MATIAS, C. S. L; OLIVEIRA, Cícero Ricardo; FERREIRA-SILVA, Cristiana; OLIVEIRA, Deivid B.; AMORIM, Darciane Maria; ALCANTARA, Edna Paulino; OLIVEIRA, Herivelto F.; ROBERTO, Igor Joventino; SANTOS, Jandaria S.; SILVA, Marciana Claudio; OLIVEIRA, Rosa Hermina; RIBEIRO, Samuel Cardozo; QUIRINO, Tatiana Feitosa **Herpetologia do Sul do Ceará e Sertão Pernambuco**. 1. ed. Juazeiro do Norte: URCA, 2016.

ÁVILA, Robson Waldemar; PANSONATO, Andre; PEREZ, Renata; CARVALHO, Vitor Tadeu; ROBERTO, Igor Joventino; MORAIS, Drausio Honorio; ALMEIDA, Alexandre P.; ROJAS, Rommel; GORDO, Marcelo; FARIAS, Izeni Pires. On *Rhinella gildae* Vaz-Silva, Maciel, Bastos & Pombal 2015 (Anura: Bufonidae): Phylogenetic relationship, morphological variation, advertisement and release calls and geographic distribution. **Zootaxa**, v. 4462, p. 274-290. 2018.

AZEVEDO, V., STRIKIS, N.M., NOVELLO, V.F., ROLAND, C.L., CRUZ, F.W., SANTOS, R.V., VUILLE, M., UTIDA., G., DE ANDRADE, F.D., CHENG, H., EDWARDS, R.L. Paleovegetation seesaw in Brazil since the Late Pleistocene: A multiproxy study of two biomes. **Earth Planetary Science Letters**, Amsterdam, v. 563, 116880, <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2021.116880>, 2021.

BANNER, Jay L. Radiogenic isotopes: systematics and applications to earth surface processes and chemical stratigraphy. **Earth-Science Reviews**, Amsterdam, v. 65, n. 3-4, p. 141-194. 2004. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(03\)00086-2](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(03)00086-2).

BARRETO, Alcina Magnólia Franca. **Interpretação Paleoambiental do Sistema de Dunas Fixadas do Médio Rio São Francisco, Bahia**. 1996. 174p. Tese (Doutorado em Geologia). Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.

BARRETO, Eliane Alves de Souza. **Reconstituição da pluviosidade da Chapada Diamantina (BA) durante o Quaternário Tardio através de registros isotópicos de (O e C) em estalagmites**. 2010. 134p. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica), Universidade de São Paulo. São Paulo, 2008.

BASTOS, Frederico de Holanda; CORDEIRO, Abner Monteiro Nunes. Propriedades geomorfológicas das rochas e suas repercussões no relevo do nordeste setentrional do Brasil. **Revista William Morris Davis**, Taubaté, v. 2, n.1, p. 1-33, 2021. DOI: 10.48025/ISSN2675-6900.v2n1.2021.135.

BEHLING, Hermann; ARZ, Helge W.; PÄTZOLD, Jürgen; WEFER, Gerold. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. **Quaternary Science Reviews**, Amsterdam, v. 19, n. 10, p. 981-994, 2000. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00046-3](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00046-3).

BÉTARD, François. Montagnes humides au cœur du Nordeste brésilien semi-aride : « montagnes-refuges » et châteaux d'eau. **Norois**, Rennes, n. 207(2), p. 35-53, 2008.

BORGES-NOJOSA, Diva Maria; LIMA, Daniel Cassiano; BEZERRA, Castiele Holanda; HARRIS, David James. Two new species of *Apostolepis Cope*, 1862 (Serpentes: Elapomorhini) From Brejos de Altitude in Northeastern Brazil. **Revista Nordestina de Zoologia**, Recife, v. 10, n. 2, p. 74-94, 2017.

BOUIMETARHAN, Ilhan, CHIESSI, Cristiano, GONZALEZ-ARANGO, Catalina; DUPONT, Lydie, VOIGT, Ines, PRANGE, Matthias, ZONNEVELD, Karin. Intermittent development of forest corridors in northeastern Brazil during the last deglaciation: climatic and ecologic evidence. **Quaternary Science Reviews**, Amsterdam, v. 192, p. 86–96, 2018.

CAMPOS Marília C.; CHIESSI, Cristiano M.; PRANGE, Mathias; MULITZA, Stefan; KUHNERT, Henning; PAUL, André; VENANCIO, Igor M.; ALBUQUERQUE, Ana Luiza S.; CRUZ, Francisco W.; BAHAR, André. A new mechanism for millennial scale positive precipitation anomalies over tropical South America. **Quaternary Science Reviews**, Amsterdam, v. 225, p. 105990. doi: 10.1016/j.quascirev.2019.105990.

CARNAVAL, Ana Carolina; MORITZ, Craig. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 35, n. 7, p. 1187–1201, 2008.

CASTRO, João Wagner; RAMOS, Renato Rodriguez Cabral. Idade das dunas móveis transversais no segmento entre Macau e Jericoacoara – litoral setentrional do Nordeste brasileiro. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 64, n. 4, p. 361-367, 2006.

COBOS, Marlon E.; PETERSON, A. Townsend; BARVE, Narayani; Osorio-Olvera, Luis. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. **PeerJ**, San Diego, v. 7, n. 2, p. e6281, 2019.

CRUZ, Francisco W.; VUILLE, Mathias; BURNS, Stephen J., WANG, Xianfeng; CHENG, Hai; WERNER, Martin; EDWARDS, R. Lawrence; KARMANN, Ivo; AULER, Augusto S.; NGUYEN, Hanh. Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. **Nature Geoscience**, Londres, v. 2, p. 210–214, 2009. doi: 10.1038/ngeo444.

DE OLIVEIRA Paulo E.; BARRETO Alcina Magnólia Franca; SUGUIO, Kenitiro. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian Caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 152, n. 3-4, p. 319-337, 1999.

DORMANN, Carsten. F.; ELITH, Jane; BACHER, Sven; BUCHMANN, Carsten M.; GUDRUN, Carl; CARRÉ, Gabriel; DIEKÖTTER, T.; MÁRQUEZ, Jaime Ricardo Garcia; GRUBER, Bernd; LAFOURCADE, Bruno; LEITÃO, Pedro J.; MÜNKEMÜLLER, Tamara; MCCLEAN, Colin J.; OSBORNE, Patrick E.; REINEKING, Björn; SKIDMORE, Andrew K.; ZURELL, Damaris; LAUTENBACH, Sven. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, Lund, v. 36, n. 1, p. 27–46, 2013.

DUPONT, Lydie M.; SCHLÜTZ, Frankie; EWAH, Carol Teboh; JENNERJAHN, Tim C.; PAUL, André; BEHLING, Hermann. Two-step vegetation response to enhanced precipitation in Northeast Brazil during Heinrich event 1, **Global Change Biology**, Hoboken, v. 16, p. 1647-1660, 2010.

EDWARDS, R. Lawrence; CHEN, J. H.; WASSERBURG, G. J. 238U 234U 230Th 232Th systematics and the precise measurement of time over the past 500.000 years, **Earth and Planetary Science Letters**, Amsterdam, v. 81, p. 175-192, 1987.

ELITH, Jane; PHILLIPS, Steven J.; HASTIE, Trevor; DUDÍK, Miroslav; CHEE, Yung En; YATES, Colin J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and Distributions**, Hoboken, v. 17, n. 1, p. 43–57, 2011.

ELITH, Jane; LEATHWICK, John R. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, San Mateo, v. 40, n. 1, p. 677–697, 2009.

EMBRAPA. **Zoneamento Agroecológico do Nordeste**. Brasil, Brasília, MARA, EMBRAPA - CPATSA/SNLCS, 1991.

ESCOBAR, Luis E.; LIRA-NORIEGA, Andres; VOGEL, Gonzalo Medina; PETERSON, Andrew Townsend. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. **Geospatial health**, Napoles, v. 9, n. 1, p. 221, 2014.

FERNANDES, Moabe F.; CARDOSO, Domingos; QUEIROZ, Luciano P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. **Journal of Arid Environments**, Amsterdam, v. 174, p. 104079. doi: 10.1016/j.jaridenv.2019.104079

FICK, Stephen E.; HIJMANS, Robert J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, Hoboken, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017.

FLETCHER, Michael-Shawn; THOMAS, Ian. A quantitative Late Quaternary temperature reconstruction from western Tasmania, Australia. **Quaternary Science Reviews**, Amsterdam, v. 29, n. 17-18, p. 2351–2361, 2010.

FONSÊCA, Drielly; Naamma; CORRÊA, Antonio Carlos de Barros; TAVARES, Bruno; LIRA, Daniel Rodrigues; BARROS, Ana Clara Magalhães; MÜTZENBERG, Demétrio. Coupling of tectonic factors and precipitation variability as a driver of Late Quaternary aggradation in Northeast Brazil. **Earth Surface Processes and Landforms**, Hoboken, v. 45, n. 14, p. 3525–3539, 2020. <https://doi.org/10.1002/esp.4982>.

GENT, Peter R.; GOKHAN, Danabasoglu; DONNER, Leo J.; HOLLAND, Marika M.; HUNKE, Elizabeth C.; JAYNE, Steven R.; LAWRENCE, David M.; NEALE, Richard B.; RASCH, Philip J.; VERTENSTEIN, Mariana; WORLEY, Patrick H.; YANG, Zong-Liang; ZHANG, Minghua. The Community Climate System Model Version 4. **Journal of Climate**, Boston, v. 24, n. 19, p. 4973–4991, 2011.

HARRIS, Sara E.; MIX, Alan C. Climate and tectonic influences on continental erosion of tropical South America, 0–13 Ma. **Geology**, Boulder, v. 30, p. 447–450, 2002.

HENDERSON, Gideon M. Caving um to new chronologies. **Science**, Washington D. C., v. 313, p. 620-622, 2006.

HIJMANS, Robert J.; CAMERON, Susan E.; PARRA, Juan L.; JONES, Peter G; JARVIS, Andy. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, Hoboken, v. 25, n. 15, p. 1965–1978, 2005.

HIJMANS, Robert J.; GRAHAM, Catherine H. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. **Global Change Biology**, Hoboken, v. 12, n. 12, p. 2272–2281, 2006.

HIJMANS, Robert J.; PHILLIPS, Steven; LEATHWICK, John; ELITH, Jane. **Dismo: species distribution modeling**. R package ver.1.3-5. 2021. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>. Acesso em: 12 Mar 2021.

HOOGMOED, Marinus S.; BORGES, Diva Maria; CASCON, Paulo. Three new species of the genus *Adelophryne* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from northeastern Brazil, with remarks on the other species of the genus. **Zoologische Mededelingen**, Leiden, v. 68, n. 24, p. 271-300. 1994.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de biomas do Brasil: primeira aproximação**. Rio de Janeiro: IBGE, 2004.

JAESCHKE, Andrea; RÜHLEMANN, Carsten; ARZ, Helge; HEIL, Gerrit; LOHMANN, Gerrit. Coupling of millennial-scale changes in sea surface temperature and precipitation off northeastern Brazil with high-latitude climate shifts during the last glacial period. **Paleoceanography and Paleoclimatology**, Washington D. C., v. 22, n. 4, 2007. <https://doi.org/10.1029/2006PA001391>.

JIMÉNEZ-VALVERDE, Alberto; PETERSON, A. Townsend; SOBERÓN, Jorge; OVERTON, Jake M.; ARAGÓN, Pedro; LOBO, Jorge M. Use of niche models in invasive species risk assessments. **Biological Invasions**, Berlim, v. 13, n. 12, p. 2785–2797, 2011.

LAUREANO, Fernando V.; KARMANN, Ivo; GRANGER, Darryl E.; AULER, Augusto S.; ALMEIDA, Renato P.; CRUZ, Francisco W.; STRÍKIS, Nicolás M.; NOVELLO, Valdir F. Two million years of river and cave aggradation in NE Brazil: Implications for speleogenesis and landscape evolution. **Geomorphology**, Amsterdam, v. 273, p. 63-77, 2016.

LIMA, Flávia Jorge; CORREA, Antonio Carlos de Barros; LIMA, Geislam Gomes; MARÇAL, Mônica dos Santos; PAISANI, Júlio César; PONTELLI, Marga Eliz. Late quaternary geomorphological evolutionary dynamics of the Araripe sedimentary plateau, northeast of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, Amsterdam, v. 124, p. 104244, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104244>

LISTO, Danielle Gomes da Silva; BALDER, Rhaissa Francisco Tavares de Melo; CORRÊA, Antonio Carlos de Barros; RAMOS, Débora Albuquerque Meira Coelho; CALEGARI, Marcia Regina. Weathering pits as a geochronometer of environmental changes in the State of

Pernambuco, Northeastern Brazil. **Quaternary International**, Amsterdam, v. 649, p. 58-71, 2023.

LOBO, Jorge M.; JIMÉNEZ-VALVERDE, Alberto; REAL, Raimundo. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. **Global Ecology and Biogeography**, Hoboken, v. 17, n. 2, p. 145–151, 2008.

MAIA, Luiz P.; GASTÃO, Francisco G. C.; TATUMI, Sônia H.; LACERDA, Luiz D. A Utilização do Método de Luminescência Ópticamente Estimulada para a Datação de Sedimentos de Dunas Costeiras do Nordeste Setentrional do Brasil. **Revista Virtual de Química**, Rio de Janeiro, v. 3, n. 2, p. 103-115, 2011.

MÂNGIA, Sarah; KOROIVA, Ricardo; NUNES, Pedro M. Sales; ROBERTO, Igor Joventino; ÁVILA, Robson Waldemar; SANT'ANNA, Anathielle Caroline; SANTANA, Diego José; GARDA, Adrian. A. A New Species of Proceratophrys (Amphibia: Anura: Odontophrynidae) from the Araripe Plateau, Ceará State, Northeastern Brazil. **Herpetologica**, Lawrence, v. 74, n. 3, p. 255–268, 2018.

MATOS, Renato M. Darros de. The Northeast Brazilian rift system. **Tectonics**, Washington D. C., v. 11, n. 4, p. 766-791, 1992.

MEIER, Karl. J. F.; BAHR, André; CHIESSI, Cristiano M.; ALBUQUERQUE, Ana Luiza; RADDATZ, Jacek; FRIEDRICH, Oliver. Role of the tropical Atlantic for the interhemispheric heat transport during the last deglaciation. **Paleoceanography and Paleoclimatology**, Washington D. C., v. 36, n. 5, p. e2020PA004107, 2021. <https://doi.org/10.1029/2020PA004107>

MEROW, Cory; SMITH, Matthew J.; SILANDER, John A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, Lund, v. 36, n. 10, p. 1058–1069, 2013.

MCDERMOTT, Frank. Paleo-climate reconstruction from stable isotope variations in speleothems: a review. **Quaternary Sciences Review**, Amsterdam, v. 23, p. 901-918, 2004.

MORO, M. F., et al. A Phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, New York, 2016, 82(2), 91-148. <http://dx.doi.org/10.1007/s12229-016-9164-z>

MULITZA, Stefan; CHIESSI, Cristiano M.; SCHEFUß, Enno; LIPPOLD, Jörg; WICHMANN, David; ANTZ, Benny; MACKENSEN, Andreas; PAUL, André; PRANGE, Matthias; REHFELD, Kira; WERNER, Martin; BICKERT, Torsten; FRANK, Norbert; KUHNERT, Henning; LYNCH-STIEGLITZ, Jean; PORTILHO-RAMOS, Rodrigo C.; SAWAKUCHI, André O.; SCHULZ, Michael; SCHWENK, Tilmann; TIEDEMANN, Ralf; VAHLENKAMP, Maximilian; ZHANG, Yancheng. Synchronous and proportional deglacial changes in Atlantic meridional overturning and northeast Brazilian precipitation. **Paleoceanography and Paleoclimatology**, Washington D. C., v. 32, n. 6, p. 622–633, 2017. <https://doi.org/10.1002/2017PA003084>.

NACE, Trevor E.; BAKER, Paul A.; DWYER, Gary S.; SILVA, Cleverson G.; RIGSBY, Catherine A.; BURNS, Stephen J.; GIOSAN, Liviu; OTTO-BLIESNER, Bette; LIU, Zhengyu;

ZHU, Jiang. The role of North Brazil Current transport in the paleoclimate of the Brazilian Nordeste margin and paleoceanography of the eastern tropical Atlantic during the late Quaternary. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 415, p. 3–13, 2014.

NOVELLO, Valdir F.; CRUZ, Francisco. W.; KARMANN, Ivo; BURNS, Sthefen J.; STRÍKIS, Nicolás M.; VUILLE, Mathias; CHENG, Hai; EDWARDS, R. Lawrence; SANTOS, Roberto V.; FRIGO, Everton; BARRETO, Eliane A. S. Multidecadal climate variability in Brazil's Nordeste during the last 3000 years based on speleothem isotope records. **Geophysical Research Letters**, Washington D. C., v. 39, n. 23, p. L23706, 2012. <https://doi.org/10.1029/2012GL053936>

OSORIO-OLVERA, Luis; LIRA-NORIEGA, Andres; SOBERÓN, Jorge; PETERSON, Andrew Townsend; FALCONI, Manuel; CONTRENAS-DÍAZ, Rusby G.; MARTÍNEZ-MEYER, Enrique; BARVE, Vijay; BARVE, Narayani. ntbox: an R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. **Methods in Ecology and Evolution**, Hoboken, v. 11, n. 10, p. 1199–1206, 2020.

OTTO-BLIESNER, Beth L.; MARSHA, Shawn J.; OVERPECK; Jonathan T.; MILLER, Gifford H.; HU, Aixue; EDWARDS, Mary E. Simulating Arctic Climate Warmth and Icefield Retreat in the Last Interglaciation. **Science**, Washington D. C., v. 311, n. 5768, p. 1751–1753, 24. 2006.

PASSOS, Paulo; FERNANDES, Daniel S.; BORGES-NOJOSA, Diva M. A New Species of *Atractus* (Serpentes: Dipsadinae) from a Relictual Forest in Northeastern Brazil. **Copeia**, Lawrence, v. 2007, n. 4, p. 788–797, 2007.

PESSENDA, Luiz Carlos Ruiz; GOUVEIA, Susy Eli Marques; RIBEIRO, Adauto de Souza; DE OLIVEIRA, Paulo Eduardo; ARAVENA, Ramon. Late Pleistocene and Holocene vegetation changes in northeastern Brazil determined from carbon isotopes and charcoal records in soils. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 297, n. 3-4, p. 597–608, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.008>.

PETERSON, A. Townsend; PAPEŞ, Monica; SOBERÓN, Jorge. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 213, n. 1, p. 63–72, 2008.

PEULVAST, Jean-Pierre; CLAUDINO SALES, Vanda. Stepped surfaces and palaeolandforms in the northern Brazilian “Nordeste”: constraints on models of morphotectonic evolution. **Geomorphology**, Amsterdam, v. 62, p. 89-122, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2004.02.006>.

PHILLIPS, Steven J.; ANDERSON, Robert P.; SCHAPIRE, Robert E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 190, n. 3–4, p. 231–259, 2006.

PHILLIPS, Steven. J.; DUDÍK, Miroslav. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, Lund, v. 31, p. 161-175, 2008.

PHILLIPS, Steven J.; ANDERSON, Robert P.; DUDÍK, Miroslav; SCHAPIRE, Robert E.; BLAIR, Mary E. Opening the black box: an open-source release of Maxent. **Ecography**, Lund, v. 40, n. 7, p. 887–893, 2017.

PINAYA, Jorge L. D.; CRUZ, Francisco W.; CECCANTINI, Gregório C. T.; PEDRO, L. P. CORRÊA; PITMAN, Nigel; VEMADO, Felipe; LOPEZ, Maria del Carmen S.; PEREIRA FILHO, Augusto J.; GROHMANN, Carlos H.; CHIESSI, Cristiano M.; STRÍKIS, Nicolás M.; HÓRAK-TERRA, Ingrid; PINAYA, Walter H. L.; DE MEDEIROS, Vanda B.; SANTOS, Rudney de A.; AKABANE, Thomas K.; SILVA, Maicon A.; CHEDDADI, Rachid; BUSH, Mark; HENROT, Alexandra-Jane; FRANÇOIS, Louis; HAMBUCKERS, Alain; BOYER, Frédéric; CARRÉ, Matthieu; COISSAC, Eric; FICETOLA, Francesco; HUANG, Kangyou; LÉZINE, Anne-Marie; NOURELBAIT, Majda; RHOJJATI, Ali; TABERLET, Pierre; SARMIENTO, Fausto; ABEL-SCHAAD, Daniel; ALBA-SÁNCHEZ, Francisca; ZHENG, Zhuo; DE OLIVEIRA, Paulo E. Brazilian montane rainforest expansion induced by Heinrich stadial1 event. **Scientific Reports**, Londres, v. 9, p. 17912, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53036-1>.

PORTILHO-RAMOS, Rodrigo da Costa; CHIESSI, Cristiano M.; ZHANG, Yancheng; MULITZA, Stefan; KUCERA, Michal; SICCHA, Michael; PRANGE, Matthias; PAUL, André. Coupling of equatorial Atlantic surface stratification to glacial shifts in the tropical rainbelt. **Scientific Reports**, Londres, v. 7, n. 1, 2017. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01629-z>

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. 2023. Disponível em: <https://www.Rproject.org>. Acesso em: 28 ago. 2023.

RIZZINI, Carlos Toledo. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. **Revista Brasileira de Geografia**, Rio de Janeiro, v. 25, p. 3-66. 1963.

ROBERTO, Igor Joventino; OLIVEIRA, Cícero Ricardo de; ARAUJO FILHO, João Antonio; AVILA, Robson Waldemar. *Dipsas sazimai* Fernandes, Marques & Argolo, 2010 (Squamata: Dipsadidae): Distribution extension and new state record. **Check List**, Sofia, v. 10, n. 1, p. 209-210, 2014.

ROBERTO, Igor Joventino; LOEBMANN, Daniel; LYRA, Mariana; HADDAD, Celio; ÁVILA, Robson Waldemar. A new species of *Pristimantis Jiménez de la Espada, 1870* (Anura: Strabomantidae) from the “Brejos de Altitude” in Northeast Brazil, **Zootaxa**, Auckland, v. 5100, n. 4, p. 521-540, 2022.

RODRIGUES, Miguel Trefaut; BORGES, Diva Maria. A new species of *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae) from a relictual forest in semiarid northeastern Brazil. **Herpetologica**, Lawrence, v. 53, n. 1, p. 1-6, 1997.

SANTOS, Janaina C.; BARRETO, Alcina M. F.; SUGUIO, K. Quaternary deposits in the Serra da Capivara National Park and surrounding area, Southeastern Piauí state, Brazil. **Geologia USP – Série científica**, São Paulo, v. 12, n. 3, p. 11-132, 2012. DOI: 10.5327/Z1519-874X2012000300008

SILVA, José Maria Cardoso; LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo. **Caatinga**: a maior região de floresta tropical seca da América do Sul. Springer, 2017. DOI: 10.1007/978-3-319-68339-3

SILVA, Jéssica Luiza Souza E; CRUZ-NETO, Oswaldo; PERES, Carlos A.; TABARELLI, Marcelo; LOPES, Ariadna Valentina. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. **PLOS One**, San Francisco, v. 14, n. 5, p. e0217028, 2019.

SILVA, José Maria Cardoso da; LACHER, Thomas E. Caatinga: South America. In: GOLDSTEIN, Michael I.; DELLASALA, Dominick A. (Eds.), **Encyclopedia of the World's Biomes**, v. 5. Elsevier, 2020. p. 554-561.

SILVEIRA, Mario Henrique Barros; MASCARENHAS, Rilquer; CARDOSO, Domingos; BATALHA-FILHO, Henrique. Pleistocene climatic instability drove the historical distribution of forest islands in the northeastern Brazilian Atlantic Forest. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 527, p. 67–76, 2019.

SOUSA, Daniel Vieira de; SPINOLA, Diogo; SANTOS, Janaina C.; TATUMI, Sonia Hatsui; YEE, Marcio; OLIVEIRA, Raquel Aline Pessoa; ELTINK, Eltink; LOPES, Davi do Vale; SPÖTL, Christoph; CHERKINSKY, Alex; REIS, Hilda Figueirado; SILVA, Jhonathan de Oliveira; AULER, Augusto S.; CRUZ, Francisco William. Relict soil features in cave sediments record periods of wet climate and dense vegetation over the last 100 kyr in a present-day semiarid region of northeast Brazil. **Catena**, Amsterdam, v. 226, p.107092, 2023. ISSN 0341-8162, <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107092>.

SOUSA, Thiago A.; VENANCIO Igor Martins; MARQUES Eduardo Duarte; FIGUEIREDO, Thiago S.; NASCIMENTO Rodrigo Azevedo; SMOAK Joseph M.; ALBUQUERQUE, Ana Luiza S.; VALERIANO Claudio Morisson; SILVA-FILHO, Emmanoel Vieira. REE Anomalies Changes in Bottom Sediments Applied in the Western Equatorial Atlantic Since the Last Interglacial. **Frontiers Marine Science**, Lausanne, v. 9, p. 846976, 2022. doi: 10.3389/fmars.2022.846976.

SOUZA JUNIOR, Arnaldo Joaquim; CAMÊLO, Danilo de Lima; ARRUDA, David Lukas; SOUZA JUNIOR, Valdomiro Severino; ROCHA, Alexandre Tavares; CORRÊA, Marcelo Metri. Spodosol formation on ruins in a semi-arid climate in the Catimbau National Park, Northeast, Brazil, **Catena**, Amsterdam, v. 229, p. e107226, 2023.

SOUZA, José João Lelis de; CASTRO, Fernanda Evelin de; ANDRADE, Cláudio Vinícius Pedroso de Azevedo; KER, João Carlos; PEREZ FILHO, Archimedes. Brazilian Semiarid soils formed during the last glacial maximum. **Catena**, Amsterdam, v. 223, p. e106899, 2023.

SOUZA, Marcos José Nogueira de; OLIVEIRA, José Gerardo B. de; LINS, Rachel Caldas; JATOBÁ, Lucivânio. Condições geo-ambientais do semi-árido brasileiro. **Ciência & Trópico**, Recife, v. 20, n. 1, 2011. Disponível em: <https://periodicos.fundaj.gov.br/CIC/article/view/497>

SOUZA, Marcos José Nogueira de; OLIVEIRA, Vlândia P. V. Os enclaves úmidos e subúmidos do semi-árido do Nordeste brasileiro, **Mercator**, Fortaleza, v. I, p. 85-102, 2006.

TSOAR, Haim; LEVIN, Noam; PORAT, Naomi; MAIA, Luis P.; HERRMANN, Hans J.; TATUMI, Sonia H.; CLAUDINO-SALES, Vanda. The effect of climate change on the mobility and stability of coastal sand dunes in Ceará State (NE Brazil). **Quaternary Research**, Cambridge, v. 71, p. 217–226, 2009.

UTIDA, Giselle; Cruz, Francisco W.; ETOURNEAU, Johan; BOULOUBASSI, Ioanna; SCHEFUß, Enno; VUILLE, Mathias; NOVELLO, Valdir; PRADO, Luciana F.; SIFEDDINE, Abdelfettah; KLEIN, Vincent; ZULAR, André; VIANA, João C. C.; TURCQ, Bruno. Tropical South Atlantic influence on Northeastern Brazil precipitation and ITCZ displacement during the past 2300 years, **Scientific Reports**, Londres, v. 9, n. 1698, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38003-6>

UTIDA, Giselle; Cruz, Francisco W.; SANTOS, Roberto V.; SAWAKUCHI, André O.; WANG, Hong; PESSENDA, Luiz C. R.; NOVELLO, Valdir F.; VUILLE, Mathias; STRAUSS, André M; BORELLA, Ana Claudia; STRÍKIS, Nicolás M.; GUEDES, Carlos C. F.; DE ANDRADE, Fábio R. D.; ZHANG, Haiwei; CHENG, Hai; EDWARDS, R. Lawrence. Climate changes in Northeastern Brazil from deglacial to Meghalayan periods and related environmental impacts. **Quaternary Science Reviews**, Amsterdam, v. 250, p. 106655, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106655>

VALERIANO, M. M. Modelo digital de variáveis morfométricas com dados SRTM para o território nacional: o projeto TOPODATA. In: XII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 2005, Goiânia, **Anais [...]**. Goiânia: INPE, p. 3595-3602.

VENANCIO, Igor M.; MULITZA, Stefan; GOVIN, Aline; SANTOS, Thiago P.; LESSA, Douglas O.; ALBUQUERQUE, Ana Luiza S.; CHIESSI, Cristiano M.; TIEDEMANN, Ralf; VAHLENKAMP, Maximilian; BICKERT, Torsten; MICHAEL, Schulz. Millennial-to Orbital-Scale Responses of Western Equatorial Atlantic Thermocline Depth to Changes in the Trade Wind System Since the Last Interglacial. **Paleoceanography and Paleoclimatology**, Washington D. C., v. 33, n. 12, p. 1490–1507. 2018.

VENANCIO, Igor M.; SHIMIZU, Marília H.; SANTOS, Thiago P.; LESSA, Douglas O.; DIAS, Bruna B.; CHIESSI, Cristiano M.; MULITZA, Stefan; KUHNERT, Henning; TIEDEMANN, Ralf; VAHLENKAMP, Maximilian; BICKERT, Torsten; BELEM, Andre L; SAMPAIO, Gilvan; ALBUQUERQUE, Ana Luiza S.; NOBRE, Carlos. Ocean-atmosphere interactions over the western South Atlantic during Heinrich stadials. **Global and Planetary Change**, Amsterdam, v. 195, p. 103352, 2020.

WALTARI, Eric; HIJMANS, Robert J.; PETERSON, A. Townsend; NYÁRI, Ápard S.; PERKINS, Susan L.; GURALNICK, Robert P. Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. **PLOS One**, San Francisco, v. 2, n. 7, p. e563, 2007.

WANG, Xianfeng; AULER, Augusto S.; EDWARDS, R. Lawrence; CHENG, Hai; CRISTALLI, Patricia S.; SMART, Peter L.; RICHARDS, David A.; SHEN, Chuan-Chou. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. **Nature**, Londres, v. 432, p. 740-743, 2004.

WARREN, Dan L.; SEIFERT, Stephanie N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. **Ecological Applications**, Washington D. C., v. 21, n. 2, p. 335–342, 2011.

WATANABE, Shingo; HAJIMA, Tomohiro; SUDO, Kengo; NAGASHIMA, Tatsuya; TAKEMURA, Toshihiko; OKAJIMA, H.; NOZAWA, Toru; KAWASE, Hiroaki; ABE, Manabu; YOKOHATA, Tokuta; ISE, Toshifumi; SATO, Hisashi; KATO, E.; TAKATA, K.; EMORI, S; KAWAMIYA, M. MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments. **Geoscientific Model Development Discussions**, Göttingen, v. 4, n. 4, p. 845–872, 2011.

WELDE, S.; SCHNEIDER, R. R.; KÖLLING, M. Deglacial sea surface temperature and salinity increase in the western tropical Atlantic in synchrony with high latitude climate instabilities. **Earth and Planetary Science Letters**, Amsterdam, v. 241, n. 3–4, p. 699–706, 2006. <http://doi.org/10.1016/j.epsl.2005.11.012>

WENDT, Kathleen A.; HÄUSELMANN, Anamaria D.; FLEITMANN, Dominik; BERRY, Akemi E., WANG, Xianfeng.; AULER, Augusto S.; CHENG, Hai; EDWARDS, R. Lawrence. Three-phased Heinrich stadial 4 recorded in NE Brazil stalagmites. **Earth and Planetary Science Letters**, Amsterdam, v. 510, p. 94–102. 2019. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2018.12.025>.

ZAMUDIO, Kelly R.; GREENE, Harry W. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics, and conservation. **Biological Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 62, n. 3, p. 421–442, 1997. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01634>.

ZHANG, Yancheng; CHIESSI, Cristiano M.; MULITZA, Stefan; ZABEL, Mathias; TRINDADE, Ricardo I. F.; HOLLANDA, Maria Helena B. M.; DANTAS, Elton L.; GOVIN, Aline; TIEDEMANN, Ralf; WEFER, Gerold. Origin of increased terrigenous supply to the NE South American continental margin during Heinrich stadial 1 and the Younger Dryas. **Earth and Planetary Science Letters**, Amsterdam, v. 432, p. 493-500, 2015.

ZHANG, Yancheng; CHIESSI, Cristiano M.; MULITZA, Stefan; SAWAKUCHI, André O.; HÄGGI, Christoph; ZABEL, Mathias; PORTILHO-RAMOS, Rodrigo; SCHEFUß, Enno. Different Precipitation Patterns across Tropical South America during Heinrich and Dansgaard-Oeschger Stadials. **Quaternary Science Reviews**, Amsterdam, v. 177, p. 1–9. 2017 doi: 10.1016/j.quascirev.2017.10.012

ZULAR, André; UTIDA, Giselle; CRUZ, Francisco W.; SAWAKUCHI, André O.; WANG, Hong, BÍCEGO, Márcia; GIANNINI, Paulo C. F.; RODRIGUES, Selma I.; GARCIA, Guilherme P. B.; VUILLE, Mathias; SIFEDDINE, Abdel; ZOCATELLI, Renata; TURCQ, Bruno, MENDES, Vinícius R. The effects of mid-Holocene fluvio-eolian interplay and coastal dynamics on the formation of dune-dammed lakes in NE Brazil. **Quaternary Science Reviews**, Amsterdam, v. 196, p. 137-153, 2018. doi: 10.1016/j.quascirev.2018.07.022.

## APÊNDICE A – MATERIAL SUPLEMENTAR

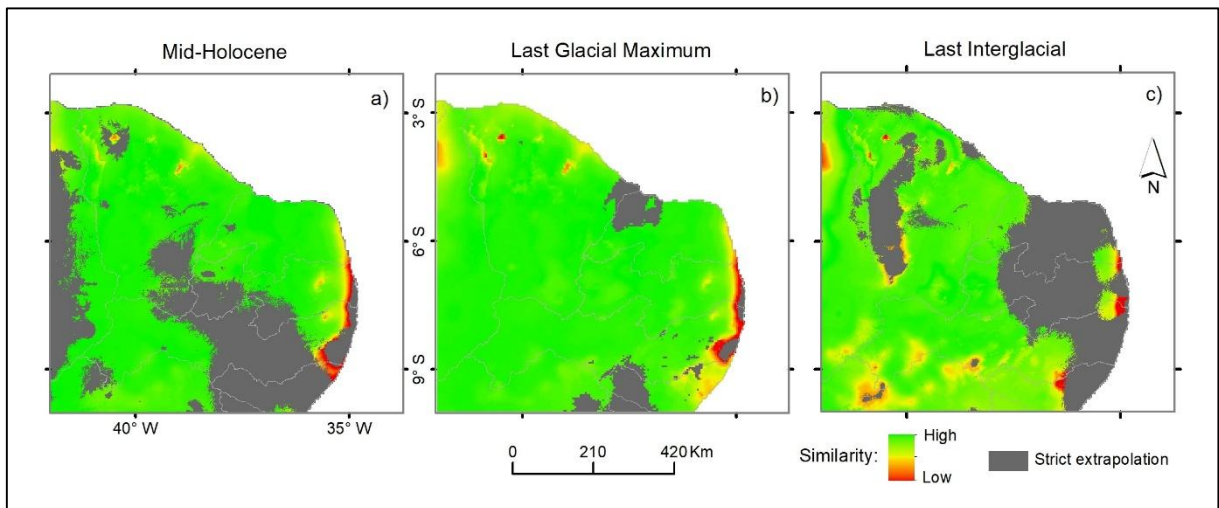
### Anexo 1 – R scripts

Os scripts R usados para implementar os passos operacionais descritos na metodologia estão disponíveis no repositório online GitHub:

<https://github.com/AugustoPraciano/SemiaridHerpetofauna>

### Anexo 2 – Resultados Mobility-Oriented Parity (MOP):

O gradiente nos mapas abaixo representa o grau de similaridade entre as condições nas camadas atuais e nas camadas projetadas (futuras) para o cenário do Holoceno Médio (a), cenário do Último Máximo Glacial (b) e cenário do Último Interglacial (c), onde valores de zero (áreas em cinza) correspondem a áreas de extrapolação estrita. Portanto, as previsões nessas áreas devem ser tratadas com extrema cautela.



Anexo 3: Valores percentuais de importância por permutação das variáveis nos modelos de distribuição das espécies. Estes dados complementam a contribuição média das variáveis para os modelos de distribuição e estão disponíveis no Material Suplementar.

	Permutation Importance %					
	Bio12	Bio14	Bio15	Bio3	Bio5	Bio7
Anurans	69.94	1.51	1.79	4.26	21.86	0.64
Lizards	32.31	3.11	1.2	2.49	59.33	1.56
Snakes	24.33	0.53	0.09	2.05	73.00	0.00
Average	42.19	1.72	1.03	2.93	51.40	0.73

\*annual precipitation (Bio12); precipitation of driest month (Bio14); precipitation seasonality (Bio15); isothermality (Bio3); max temperature of warmest month (Bio5); temperature annual range (Bio7).