

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**O papel das mudanças climáticas no passado, presente
e futuro de roedores montanos (*Juliomys* spp.)**

Gabriela Colombo de Mendonça

Vitória, ES

Abril, 2021

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**O papel das mudanças climáticas no passado, presente
e futuro de roedores montanos (*Juliomys* spp.)**

Gabriela Colombo de Mendonça

Orientador: Dr. Yuri Luiz Reis Leite

Coorientadora: Dr^a. Ana Carolina Loss

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.

Vitória, ES

Abril, 2021

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) pelo financiamento integral deste trabalho.

À Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) pela infraestrutura, suporte e pela oportunidade de acesso a uma formação superior pública, gratuita e de qualidade.

Ao meu orientador, Yuri L. R. Leite e à Ana Carolina Loss, minha coorientadora, que dupla! Obrigada por todos esses anos de dedicação a minha formação, por todo conhecimento compartilhado, toda atenção, paciência, apoio, estímulo e acima tudo por toda empatia. Para mim foi e sempre será um privilégio aprender e compartilhar tudo isso com vocês!

Aos meus professores da graduação e do PPGBAN, em especial Marcelo Tavares, Yuri Leite, Albert Ditchfield e Leonora Costa (Léo), que de forma especial contribuíram não só para minha formação profissional, mas também para meu crescimento como ser humano e cidadã.

À banca examinadora por todo empenho e dedicação na revisão deste trabalho.

Às minhas tutoras, Léo e Joyce Prado, por terem feito contribuições que foram essenciais para a finalização deste trabalho.

Ao LAMAB onde tive o prazer de conhecer e conviver com pessoas incríveis e compor juntos deles uma equipe extremamente competente. Muito obrigada por todos os momentos compartilhados! Em especial agradeço ao Bruno Evaldt por me socorrer nas minhas dúvidas e desesperos metodológicos com extrema paciência. Ao Iago Ornelas, Felipe Gatti e a Joana Zorzal (Jhow) por, num momento tão difícil que foi o ano de 2020, terem compartilhado além de conhecimentos, suas incertezas e desabafos em longas conversas online e terem me ouvido e acolhido sempre que precisei.

Por fim, agradeço ao Diego, meu companheiro de vida há tantos anos, por sempre me apoiar, cuidar e entender. Aos meus amigos pela companhia e por acreditarem na minha capacidade, muitas vezes mais do que eu mesma. E à minha família, em especial minha mãe Angela, minha primeira e maior incentivadora, obrigada por toda dedicação, força e por ser fonte de carinho eterno.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Distribuição latitudinal e altitudinal das localidades de ocorrência de *Juliomys pictipes* e *Juliomys ossitenuis* reunidos para o presente estudo.....12
- Figura 2** - (a) Diferença entre a grade de densidade de ocupação do espaço ambiental de *J. ossitenuis* e *J. pictipes* nos componentes principais 1 e 2 (PC1 e PC2) e valor do índice D para os dados observados. As linhas sólida e pontilhada ilustram 100% e 50% do espaço ambiental disponível. (b) Teste de equivalência. (c) Teste de fundo deslocando a distribuição de *J. pictipes* (d) Teste de fundo deslocando a distribuição de *J. ossitenuis*. Os losangos vermelhos representam o valor de sobreposição de nicho (Índice D) para os dados originais.....18
- Figura 3** - Mapas de adequabilidade climática e gráficos de adequabilidade altitudinal para *Juliomys ossitenuis* (em verde) e *Juliomys pictipes* (em laranja). Em cinza, áreas de inadequação e porcentagens, indicando a proporção de ganho ou perda de área adequada em relação ao período anterior. Cenários climáticos: UGM (Último Glacial Máximo, 21.000 anos atrás), HM (Holoceno Médio, 6.000 anos atrás), Presente (1960-1990), Futuro ano 2050 (RCP 4.5), Futuro ano 2070 (RCP 4.5). Os demais cenários futuros (RCP 2.6 e RCP 8.5) para os anos de 2050 e 2070 respectivamente podem ser visualizados no Material Suplementar, Figura S3.....20

LISTA DE MATERIAL SUPLEMENTAR

- Tabela S1** - Valores médios de AUC (area under the curve), CBI (continuous Boyce index) e TSS (true skill statistics) e limiar (threshold) da adequabilidade dos modelos gerados para distribuição atual das espécies.....45
- Tabela S2** - Valores de área de adequabilidade para os modelos de *Juliomys ossitenuis*, e *Juliomys pictipes* em km² seguido da porcentagem de perda ou ganho de área. Cenários climáticos: UGM (Último Glacial Máximo, 21.000 anos atrás). HM (Holoceno Médio, 6.000 anos atrás). Presente (1960-1990). Futuro para o ano de 2050 (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP8.5). Futuro para o ano de 2070 (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 8.5)46
- Figura S1** - Curvas de respostas das variáveis utilizadas na calibração do modelo de adequabilidade climática para *Juliomys ossitenuis*.....47
- Figura S2** - Curvas de respostas das variáveis utilizadas na calibração do modelo de adequabilidade climática para *Juliomys pictipes*.....48
- Figura S3** - Mapas de adequabilidade climática e gráficos de adequabilidade altitudinal para *Juliomys ossitenuis* (em verde) e *Juliomys pictipes* (em laranja) para os anos de 2050 e 2070 em dois cenários de aquecimento global: RCP 2.6 e RCP 8.5. Em cinza áreas de inadequação e porcentagens indicando a proporção de ganho ou perda de área adequada em relação ao período anterior.....49

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	2
LISTA DE FIGURAS.....	3
LISTA DE MATERIAL SUPLEMENTAR	4
RESUMO.....	6
ABSTRACT.....	7
INTRODUÇÃO.....	8
MATERIAL E MÉTODOS.....	11
Registros de ocorrência.....	11
Variáveis bioclimáticas.....	12
Caracterização de nicho climático.....	13
Modelagem climática	14
RESULTADOS.....	16
Registros de ocorrência e variáveis bioclimáticas	16
Caracterização de nicho climático.....	17
Modelagem climática	18
DISCUSSÃO.....	21
CONCLUSÃO.....	31
REFERÊNCIAS	32
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	45

RESUMO

Mudanças nas condições climáticas da Terra podem afetar as distribuições geográficas de espécies, causando variações nos padrões de diversidade e ocorrência através do espaço e do tempo. Assim como em resposta às oscilações climáticas pretéritas, as espécies tenderão a responder também às mudanças climáticas previstas para o futuro. Devido à sua alta especialização, baixa capacidade de adaptação e baixa mobilidade, espécies de montanha poderão ser mais afetadas pelas mudanças climáticas em detrimento de espécies que ocorrem em altitudes média e baixas. Para melhor entender esses efeitos, caracterizamos os nichos climáticos de *Juliomys ossitenuis* e *Juliomys pictipes* (Rodentia: Cricetidae), dois roedores arborícolas endêmicos da Mata Atlântica, que se diferenciam quanto ao alcance altitudinal, mas ocorrem em simpatria em algumas localidades. Atualmente, *Juliomys ossitenuis* está restrita às regiões acima de 800 m, enquanto *Juliomys pictipes* se distribui ao longo do gradiente altitudinal desde o nível do mar até 2.000 m de altitude, levando à coexistência dessas espécies em altitudes médias. Através da modelagem climática, investigamos os potenciais efeitos das oscilações climáticas na adequabilidade ambiental de ambas as espécies desde o Último Glacial Máximo, há 21.000 anos atrás, até o ano de 2070 em diferentes cenários de aquecimento global. Nossa pesquisa mostrou que *J. pictipes* e *J. ossitenuis* compartilham um nicho climático, mas possuem diferentes densidades de ocupação e amplitude climática, sugerindo que, além da segregação espacial de nicho, eles podem responder de maneiras diferentes às mudanças climáticas. *Juliomys pictipes* perdeu menos área adequada com o aumento da temperatura e redução da precipitação do que *J. ossitenuis*, que apresentou eventos mais significativos de redução de área adequada e movimentação altitudinal. Concluimos que *J. ossitenuis* e *J. pictipes* possuem nichos climáticos semelhantes, mas estão segregados espacialmente em diferentes níveis, o que provavelmente está associado às suas características ecológicas. Também concluimos que *J. ossitenuis*, que é a espécie de ocorrência restrita às altitudes mais altas, é mais suscetível às mudanças previstas no clima.

Palavras-chave: *Juliomys*; altitude; simpatria; adequabilidade climática; Mata Atlântica.

ABSTRACT

Changes in the Earth's climatic conditions can affect geographic distributions of species, causing variations in patterns of diversity and occurrence across space and time. Just as in response to past climate fluctuations, species will tend to respond to projected future climate changes as well. Due to their high specialization, low adaptability and low mobility, mountain species may be more affected by climate change than species that occur at mid- and low altitudes. To better understand these effects, we characterized the climatic niches of *Juliomys ossitenuis* and *Juliomys pictipes* (Rodentia: Cricetidae), two arboreal rodents endemic to the Atlantic Forest that differ in altitudinal range but occur in sympatry in some localities. Currently, *Juliomys ossitenuis* is restricted to regions above 800 m, while *Juliomys pictipes* is distributed along the altitudinal gradient from sea level to 2,000 m of altitude, leading to the coexistence of these species at medium altitudes. Using climate modeling, we investigated the potential effects of climate fluctuations on the environmental suitability of both species from the Last Glacial Maximum at 21,000 years ago to the year 2070 under different global warming scenarios. Our research has shown that *J. pictipes* and *J. ossitenuis* share a climate niche but have different occupation densities and climatic range, suggesting that in addition to spatial niche segregation, they may respond in different ways to climate change. *Juliomys pictipes* showed less reduction of adequate area by increased temperature and reduced precipitation than *Juliomys ossitenuis*, which showed more significant events of adequate area reduction and altitudinal movement. We conclude that *J. ossitenuis* and *J. pictipes* have similar climatic niches, but are spatially segregated at different levels, which is probably associated with their ecological characteristics. We also conclude that *J. ossitenuis*, which is the species restricted to the highest altitudes, is more susceptible to the predicted changes in the climate.

Keywords: *Juliomys*; altitude; sympatry; climate suitability; Atlantic Forest.

INTRODUÇÃO

Compreender os fatores que moldam os intervalos de distribuição das espécies permanece como um objetivo fundamental da ecologia e evolução (Lomolino, Riddle, Whittaker & Brown, 2010). Dentre os muitos fatores e processos ecológicos e evolutivos, o clima é um dos principais capazes de definir e modificar a distribuição e abundância de uma espécie (Brown, Steven & Kaufman, 1996; Grinnell, 1917; Root, 1988). Mudanças climáticas sempre moldaram processos ecológicos ao longo do tempo de forma natural.

O Quaternário, período composto pelo Pleistoceno e pela época atual, o Holoceno, foi caracterizado por grandes flutuações climáticas, com períodos glaciais intervalados por épocas de aquecimento, os interglaciais. No Último Glacial Máximo (UGM; ~21.000 anos atrás), o clima foi marcadamente mais frio, e as temperaturas médias anuais eram cerca de 4° C mais frias do que as do século 20 (Ruddiman, 2008). Há cerca de 12.000 anos, o clima mudou, dando início ao Holoceno. Durante o Holoceno Médio, por volta de 6.000 anos atrás, o clima atingiu a estabilidade e tornou-se mais quente e úmido, assim como atualmente (Nogués-Bravo, Araújo, Errea & Martinez-Rica, 2007). Essas variações do clima ajudaram a moldar a diversidade atual e os padrões de ocorrência de espécies (Hewitt, 2000) e levaram a mudanças na vegetação tanto em escala espacial quanto temporal (Ruddiman, 2008).

No entanto, a estabilidade climática dos últimos 6.000 anos vem sendo afetada em anos recentes. Estudos indicam que o século 20 testemunhou mudanças de temperatura maiores do que qualquer outro século nos últimos dois milênios (Jones & Mann, 2004). A crescente emissão de gases de efeito estufa na atmosfera, resultante de atividades humanas, como o desmatamento, poluição e queimadas, acelerou e intensificou as mudanças no clima na Terra (de Lima, Ribeiro, de Viveiros Grelle & Pinto, 2019). Estimativas futuras indicam que as temperaturas médias irão aumentar cerca de 1,4 a 5,8° C ou mais neste século, e as ondas de frio serão menos frequentes e intensas (IPCC, 2013).

Estas mudanças climáticas estão entre as maiores ameaças à biodiversidade em todo mundo e as espécies estão respondendo a estas alterações modificando suas distribuições geográficas (Elsen & Tingley, 2015). A velocidade com que estas mudanças estão ocorrendo poderá ameaçar a sobrevivência das espécies, causando alterações em eventos fenológicos, abundância, interações bióticas, padrões de migração e distribuição

geográfica das espécies (de Lima et al., 2019). Isso impõe um poder de seleção natural mais forte e afasta as populações dos ambientes para os quais elas estão adaptadas (Davis & Shaw, 2001). Concomitantemente, a fragmentação do habitat pode agir sinergicamente para impedir a movimentação das espécies para condições mais favoráveis e seu alcance pode ser particularmente desafiador para espécies com capacidade de dispersão limitada ou aquelas com requisitos de habitat altamente especializados (Henry, Sim & Russello, 2012).

Este é o caso das espécies que habitam as regiões montanhosas da Mata Atlântica, considerada um dos principais *hotspots* de biodiversidade do mundo, uma vez que possui alto grau de endemismo e riqueza de espécies e por sofrer grandes ameaças antrópicas (Ribeiro et al., 2011). Historicamente alterado, este bioma sofreu grande fragmentação e perda de habitat, restando atualmente cerca de 26% de cobertura florestal remanescente (Rezende et al., 2018). Outra singularidade deste bioma é sua grande amplitude altitudinal tornando-se assim um laboratório natural para estudos sobre gradiente altitudinal, pois abrigam algumas das montanhas mais altas da América do Sul fora dos Andes (Netto & de Assis, 2015).

Estudos sugerem que o principal agente influenciador na distribuição de pequenos mamíferos não voadores na Mata Atlântica seja o clima (Alves, 2013). Dessa forma, o impacto das mudanças climáticas é particularmente maior para espécies de montanha, que mostram altas taxas de endemismo local, alta sensibilidade a mudanças ambientais locais (Castellanos-Frías, García & Virgós, 2018) e frequentemente habitam faixas de altitude estreitas. Em função disso, poderão enfrentar uma redução da área disponível para ocupação e um maior risco de extinção (Elsen & Tingley, 2015).

Dentre os pequenos mamíferos não voadores que habitam regiões de montanha, podemos encontrar o gênero *Juliomys* (González, 2000), grupo endêmico da Mata Atlântica composto por pequenos roedores da família Cricetidae (Patton, Pardiñas & D'elía, 2015). Esse gênero inclui quatro espécies viventes: *Juliomys ossitenuis* (Costa, Pavan, Leite & Fagundes, 2007), *Juliomys pictipes* (Osgood, 1933), *Juliomys rimofrons* (Oliveira & Bonvicino, 2002) e *Juliomys ximenezi* (Christoff et al., 2016), que são arborícolas, noturnas e se alimentam de frutas e pequenas sementes (Wilson, Lacher & Mittermeier, 2017). Estas espécies têm sua distribuição em regiões de formações florestais da Mata Atlântica do sudeste ao sul do Brasil e do nordeste da Argentina ao

extremo leste do Paraguai (Patton et al., 2015; Wilson et al., 2017). Em termos altitudinais, apenas *Juliomys pictipes* ocorre desde o nível do mar até 2.000 m de altitude, sendo que as outras três espécies só ocorrem acima de 800 m, onde *J. pictipes* e *J. ossitenuis* podem ser encontrados em simpatria.

A ocorrência de simpatria entre espécies congêneres é comum em regiões montanhosas da Mata Atlântica, podendo ser observada em diferentes táxons de pequenos mamíferos, como *Delomys* (Gonçalves & Oliveira, 2014), *Akodon* (Gonçalves, Myers, Vilela & Oliveira, 2007) e *Marmosops* (Bezerra & Geise, 2015), oferecendo a oportunidade de testar como espécies que se sobrepõem geograficamente se diferenciam no espaço climático e de que forma oscilações climáticas podem afetá-las no espaço geográfico. Acredita-se que espécies que coexistem com sobreposição no espaço climático respondam idiossincraticamente às mudanças climáticas (Porreca, Hintz, Coulter & Garvey, 2017). Dessa forma, espécies restritas às faixas altitudinais mais altas, como *J. ossitenuis*, tendem a responder às mudanças climáticas com movimentos de subida ou descida, conforme a variação da temperatura. Já espécies que ocorrem amplamente em muitas faixas altitudinais, como *J. pictipes*, tendem a não sofrer grandes alterações, pois já estão habituadas às variações climáticas do gradiente altitudinal (Santos, Smith, Thorne & Moritz, 2017).

Neste contexto, a modelagem climática representa uma importante ferramenta que permite elucidar e entender como as oscilações climáticas podem afetar padrões de biodiversidade, prevendo áreas no espaço geográfico com habitats adequados em diferentes épocas e condições (Bloom, Flower & DeChaine, 2018). Essa abordagem permite não só reconstruir padrões biogeográficos passados, como também orientar esforços conservacionistas para a proteção futura de *hotspots* e espécies que estão sob ameaça (De Marco Júnior & Siqueira, 2009; Ferraz et al., 2020).

De acordo com a IUCN (2012), o conhecimento sobre as distribuições espaciais e temporais das espécies é fundamental para avaliar os riscos de extinção e prever ameaças futuras, como as mudanças climáticas. Estimativas de extensão de ocorrência e área de ocupação são métricas especialmente importantes para acessar o status de conservação das espécies. Espécies raras, pouco abundantes ou de distribuição muito restrita muitas vezes apresentam poucos dados e amostragem incompleta, impedindo que as métricas de avaliação sejam aplicadas (Roberts, Taylor & Joppa, 2016), impedindo sua

classificação nas categorias de ameaça. Dessa forma, modelos climáticos tornam-se importantes ferramentas para a previsão de áreas adequadas para a ocorrência de espécies, permitindo assim sua classificação (Kass, Meenan, Tinoco, Burneo & Anderson, 2021).

Dessa forma, no presente trabalho buscou-se: (1) descrever os nichos climáticos de espécies do gênero *Juliomys* e identificar sua sobreposição ou divergência; (2) verificar quais áreas eram climaticamente adequadas para as espécies do gênero *Juliomys* no passado e quais áreas poderão ser adequadas frente as mudanças climáticas futuras; e (3) prever como os cenários futuros de distribuição podem afetar o status de ameaça dessas espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Registros de ocorrência

Os registros de ocorrência das espécies foram obtidos a partir dos bancos de dados *online* Global Biodiversity Information Facility (GBIF: <http://www.gbif.org>), SpeciesLink (<http://splink.cria.org.br/>), Arctos (<http://arctosdb.org/>), VertNet (<http://vertnet.org/>), GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) e por revisão bibliográfica (Christoff et al., 2016; Sarti, 2016). Todas as coordenadas geográficas obtidas foram verificadas quanto à precisão das localidades, através do Google Maps (<http://google.com.br/maps>) e Google Earth (<http://www.google.com.br/intl/pt-BR/earth/>) e os registros inconsistentes e/ou duplicados foram retirados das análises.

Foram reunidos 102 registros de ocorrência: 71 de *J. pictipes*, e 31 de *J. ossitenuis* (Figura1). As demais espécies (*J. rimofrons* e *J. ximenezi*) não foram incluídas nas análises pois possuíam menos de 5 pontos de ocorrência.

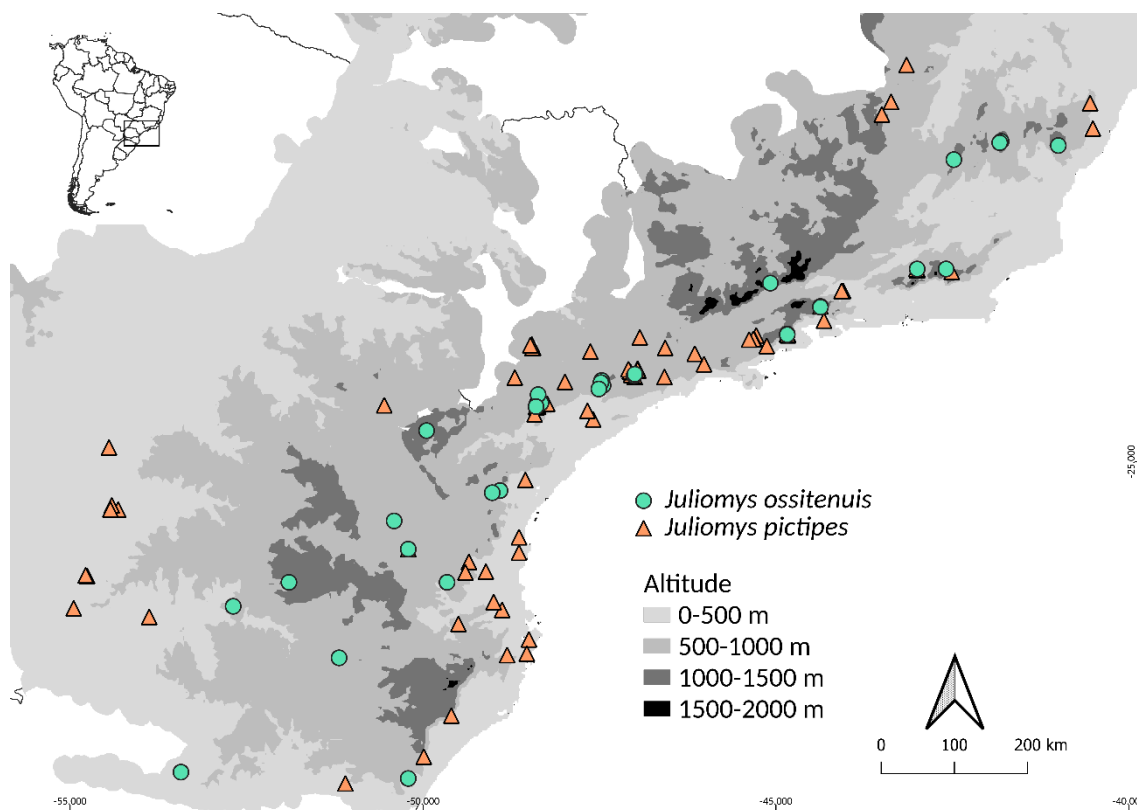


Figura 1: Distribuição latitudinal e altitudinal das localidades de ocorrência de *Juliomys pictipes* e *Juliomys ossitenuis* reunidos para o presente estudo.

Variáveis bioclimáticas

Foram compilados dados de 19 variáveis bioclimáticas disponíveis no banco de dados online WorldClim versão 1.4 (Hijmans, Cameron, Parra, Jones & Jarvis, 2005), correspondentes aos anos de 1950 a 2000 em uma resolução de 30 segundos de arco ($\sim 1 \text{ km}^2$). O mesmo conjunto de 19 variáveis foi compilado para o Último Glacial Máximo (UGM, 21.000 anos), Holoceno Médio (HM, 6.000 anos) e para cenários climáticos futuros para os anos de 2050 (média para 2041–2060) e 2070 (média para 2061–2080) referentes ao modelo de circulação global Community Climate System Model 4 ou CCSM4 (Yin, Fu, Shevliakova & Dickinson, 2013) do quinto relatório de avaliação do Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima (IPCC) para três vias de concentração representativas (Representative Concentration Pathways) ou RCPs (Moss et al., 2010): RCP 2.6 (cenário otimista), RCP 4.5 (cenário intermediário) e RCP 8.5 (cenário pessimista).

Para reduzir o viés de colinearidade, as variáveis foram selecionadas através da análise do fator de inflação da variação (VIF) do pacote “usdm” (Naimi, 2013) no R versão 3.6.0 (R Core Team, 2019). Análise de VIF seleciona pares de variáveis que têm as maiores correlações lineares entre elas e exclui, em cada par, a variável que possui o maior fator de inflação de variância (Carnicer et al., 2020). Foram utilizadas duas calibrações, a primeira extraindo os valores climáticos apenas dos pontos de presença de cada espécie. Com as variáveis pré-selecionadas, realizou-se a segunda calibração para 1.000 pontos aleatórios dentro do mínimo polígono da distribuição de cada espécie, com um limite de corte de VIF <5 sugerido por Hair, Black, Babin & Anderson (2009) para delimitação de um conjunto mais restrito de variáveis.

Ao final, foram selecionadas 6 variáveis climáticas: isothermalidade (Bio03), faixa anual de temperatura (Bio07), temperatura média do trimestre mais chuvoso (Bio08), temperatura média do trimestre mais seco (Bio09), precipitação anual (Bio12) e precipitação do mês mais chuvoso (Bio 13) para *J. pictipes*. Para *J. ossitenuis*, as mesmas variáveis foram selecionadas, exceto a Bio 13, que foi substituída pela Bio 18 (precipitação do trimestre mais quente). A área de calibração dos modelos foi delimitada pelo mínimo polígono convexo entre os pontos de distribuição de cada espécie e as camadas de projeções foram cortadas a partir de um arquivo vetorial (*shapefile*) de bacias hidrográficas da Mata Atlântica, que abrange a região de ocorrência das espécies-alvo.

Caracterização de nicho climático

Para verificar se fatores climáticos limitam o alcance e promovem a diferenciação de nicho entre *J. ossitenuis* e *J. pictipes* ou se as espécies compartilham um nicho climático comum, foi medido o grau de sobreposição de nicho climático entre as espécies através do pacote Humboldt (Brown & Carnaval, 2019) implementado no software R versão 3.6.0 (R Core Team, 2019). Nessa técnica, o espaço geográfico ocupado pela espécie foi convertido em espaço climático extraindo-se os valores das variáveis ambientais a partir das localidades de ocorrência de cada espécie. Estes dados ambientais extraídos foram então reduzidos a duas dimensões a partir da análise de componentes principais (PCA). Nessa etapa, utilizou-se todas as variáveis selecionadas pela análise de VIF para as duas espécies em conjunto, porém a PCA selecionou apenas as variáveis que mais contribuíram para a caracterização do espaço ambiental das espécies.

Os dois primeiros componentes principais (PCs) dos dados ambientais relevantes foram plotados em duas dimensões para caracterizar o ambiente climático bruto ocupado. O espaço climático bruto foi convertido em uma camada de densidade de kernel, que representa o espaço climático ocupado pela espécie. O espaço climático de ambas as espécies foi quantificado e a sobreposição entre as duas espécies foi calculada utilizando o índice D de Schoener (1968). Essa métrica gera valores de similaridade de nicho que variam de 0 (divergência) a 1 (equivalência) (Warren, Glor, & Turelli, 2008; Brown & Carnaval, 2019).

Para verificar se os nichos climáticos (espaço climático ocupado pela espécie) são idênticos, foi realizada a estatística de equivalência (Brown & Carnaval, 2020; Warren et al., 2008). Este teste é unilateral e testa a hipótese nula de que duas espécies têm nichos ambientais idênticos, por meio do cálculo do índice D de similaridade. Foi realizada também a estatística de fundo, que testa se a distribuição das duas espécies é mais diferente do que a esperada dada as diferenças ambientais subjacentes entre as regiões em que ocorrem (Brown & Carnaval, 2020; Warren et al., 2008). Uma estatística de equivalência não significativa e uma estatística de fundo significativa reforçam a hipótese nula de que os nichos ambientais das espécies são idênticos. Uma estatística de equivalência estatisticamente significativa, independentemente da significância das estatísticas de fundo, resulta na rejeição da hipótese nula de equivalência de nicho. Se a estatística de equivalência e a estatística de fundo forem estatisticamente não significativas, isso implica que a similaridade de nicho observada é resultado de limitações de espaço e que existe um baixo poder para a equivalência estatística para detectar as diferenças significativas entre os nichos de espécies (Brown & Carnaval, 2020).

Modelagem climática

Os nichos climáticos das espécies foram modelados por meio do algoritmo de máxima entropia, Maxent (Phillips, Anderson & Schapire, 2006) através do pacote Dismo (Hijmans, Phillips, Leathwick, Elith & Hijmans, 2017) implementado no R versão 3.6.0 (R Core Team, 2019). A escolha do algoritmo se baseou principalmente no fato dele apresentar um bom desempenho para pequenos conjuntos de dados de presença (Elith et al., 2011). Para melhor regular a complexidade e ajuste dos modelos foi selecionado a melhor combinação entre o multiplicador de regularização (RM) e a classe de recursos (FC) através da função ENMevaluate do pacote ENMeval (Muscarella et al., 2014).

também em ambiente R. Apesar de amplamente utilizado, estudos anteriores demonstraram que as configurações padrão não geram necessariamente os melhores modelos (Morales, Fernández & Baca-González, 2017) e que a combinação de parâmetros afeta os resultados dos modelos quanto à complexidade, ajuste e transferibilidade (Li, Li, Li & Liu, 2020).

Foram gerados 10.000 pontos aleatórios de pseudo-ausência dentro da área de calibração de cada espécie e executadas 5 repetições independentes particionando os dados pelo método de validação cruzada, selecionando 80% dos pontos de ocorrência para treinamento e 20% para teste do modelo. A fim de reduzir o viés de correlação geográfica entre os registros de treino e teste, os dados foram estrategicamente particionados por blocos espaciais através do pacote blockCV (Valavi, Elith, Lahoz-Monfort & Guillera-Arroita, 2011), ainda implementado em ambiente R. Esse método de validação permite avaliar a robustez de modelos gerados a partir de pequenos conjuntos de dados, onde não é possível realizar a partição dos pontos de ocorrência em conjuntos independentes (Franklin, 2010; Hirzel, Le Lay, Helfer, Randin & Guisan, 2006; Peterson et al., 2011).

Para determinar se a capacidade de discriminação do modelo é melhor do que o acaso foram utilizadas as métricas AUC (area under the curve) (Fielding & Bell, 1997) e TSS (true skill statistics) (Allouche, Tsoar & Kadmon, 2006), descartando aqueles modelos com $AUC \leq 0,7$ e $TSS < 0,4$ (Phillips et al., 2006; Peterson et al., 2011). Como os modelos foram construídos apenas com presenças reais, o desempenho foi avaliado através do CBI (continuous Boyce index), descartando aqueles com $CBI < 0,7$. Essa métrica permite avaliar a capacidade do modelo de prever de forma consistente se os locais de presença no conjunto de teste correspondem às previsões do modelo para áreas adequadas (Hirzel, et al., 2006; Schatz, Kramer & Drake, 2017).

Os modelos gerados para as 5 replicações foram melhores que o aleatório, apresentaram AUC, TSS e CBI acima do valor de corte e desempenho moderado (Tabela S1, Material Suplementar). Ao final, os modelos gerados foram agregados em um modelo único e calculado o valor médio de cada métrica. Para a distribuição final das espécies, foram gerados mapas binários a partir do limite do 10º percentil, que prevê como ausentes 10% das observações de presença mais extremas. Esse limite é menos sensível a valores discrepantes do que o limiar de presença mais baixo e que o limiar que maximiza a

sensibilidade, que podem gerar modelos excessivamente amplos ou excessivamente restritivos (Peterson et al., 2011).

Para verificar a importância de cada variável ambiental na previsão das espécies, foi realizado o teste de *jackknife* implementado no Maxent, no qual o modelo é executado diversas vezes com todas as variáveis, excluindo uma variável por vez e depois também utilizando cada variável isoladamente.

Para avaliar os impactos das mudanças climáticas, a partir das saídas binárias quantificou-se a variação da área adequada em km² de cada espécie para as diferentes épocas. Para *J. ossitenuis* quantificamos também apenas as áreas adequadas acima do seu limite de ocorrência atual conhecido (800 m). As variações altitudinal e latitudinal foram realizadas extraindo-se os valores de altitude e latitude das áreas adequadas do raster do modelo global de elevação de superfície terrestre e oceânica, obtido no banco de dados do The General Bathymetric Chart of the Oceans (GEBCO) (<https://www.gebco.net/>) para as áreas projetadas como adequadas. Foi realizada também uma análise de correlação de Pearson em ambiente R para os dados de altitude e latitude dos registros de ocorrência das espécies.

Os dados de área adequada projetados para o futuro foram submetidos ao critério B (Distribuição geográfica restrita e apresentando fragmentação, declínio ou flutuações da população) da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) para avaliar o risco de extinção associado a mudanças climáticas futuras. Este critério se baseia no declínio projetado contínuo em qualquer extensão de ocorrência. Aqui assumimos como extensão de ocorrência a área projetada como climaticamente adequada. Uma espécie que se estima ter um declínio atingindo uma extensão de ocorrência de 100 km² é qualificado como criticamente ameaçada, 5.000 km² qualificado como ameaçada e 20.000 km² qualificado como vulnerável (IUCN, 2012).

RESULTADOS

Registros de ocorrência e variáveis bioclimáticas

Para *J. ossitenuis*, apenas três das seis variáveis incluídas contribuíram para o modelo: precipitação do trimestre mais quente (Bio18, 52,94%), que foi a mais importante, seguida da temperatura média do quarto mais úmido (Bio 08, 38,26%) e

isotermalidade (Bio 03, 8,78 %). Para *J. pictipes*, todas as variáveis tiveram influência, mas a isotermalidade (Bio 03) foi a mais importante (56,89%), seguida da precipitação do mês mais chuvoso (Bio 13, 18,96%), faixa anual de temperatura (Bio 07, 9,51%), temperatura média do trimestre mais seco (Bio 09, 6,87%), precipitação anual (Bio 12, 5,98%) e temperatura média do trimestre mais chuvoso (Bio 08, 1,76%).

Os intervalos de previsão para as variáveis que mais contribuíram, mostraram que o modelo de *J. ossitenuis* previu melhor a adequabilidade da espécie em temperaturas mais baixas de épocas quentes (Bio 08) e níveis de precipitação acima de 800 mm (Bio 18) (Figura S1, Material Suplementar). Já o modelo de *J. pictipes* previu melhor a adequabilidade da espécie tanto em temperaturas médias mais baixas quanto mais altas (Bio 07) e um intervalo mais amplo para variável de precipitação (Bio 12) (Figura S2, Material Suplementar).

Caracterização de nicho climático

O espaço ambiental das espécies foi caracterizado por dois eixos ortogonais que explicaram 94% da variação dos dados (PC1 = 65,3% e PC2 = 28,79%), com base em três variáveis bioclimáticas: precipitação anual (Bio12), precipitação do mês mais chuvoso (Bio13) e precipitação do trimestre mais quente (Bio18). A medida de sobreposição de nicho climático mostrou uma baixa similaridade entre *J. ossitenuis* e *J. pictipes* (18%), mas os testes de equivalência de nicho e estatística de fundo (Figura 2b-d) não foram estatisticamente significativas ($p > 0.01$), não permitindo, portanto, refutar a hipótese nula de que os nichos sejam equivalentes. Apesar disso, a grade de densidade de ocupação do espaço climático (Figura 2a) demonstrou que cada espécie apresenta uma maior frequência de ocorrência em determinadas áreas do nicho, dado um fundo climático comum. *Juliomys pictipes* apresenta abrangência climática mais ampla e esparsa enquanto *J. ossitenuis* apresenta uma abrangência mais restrita e concentrada.

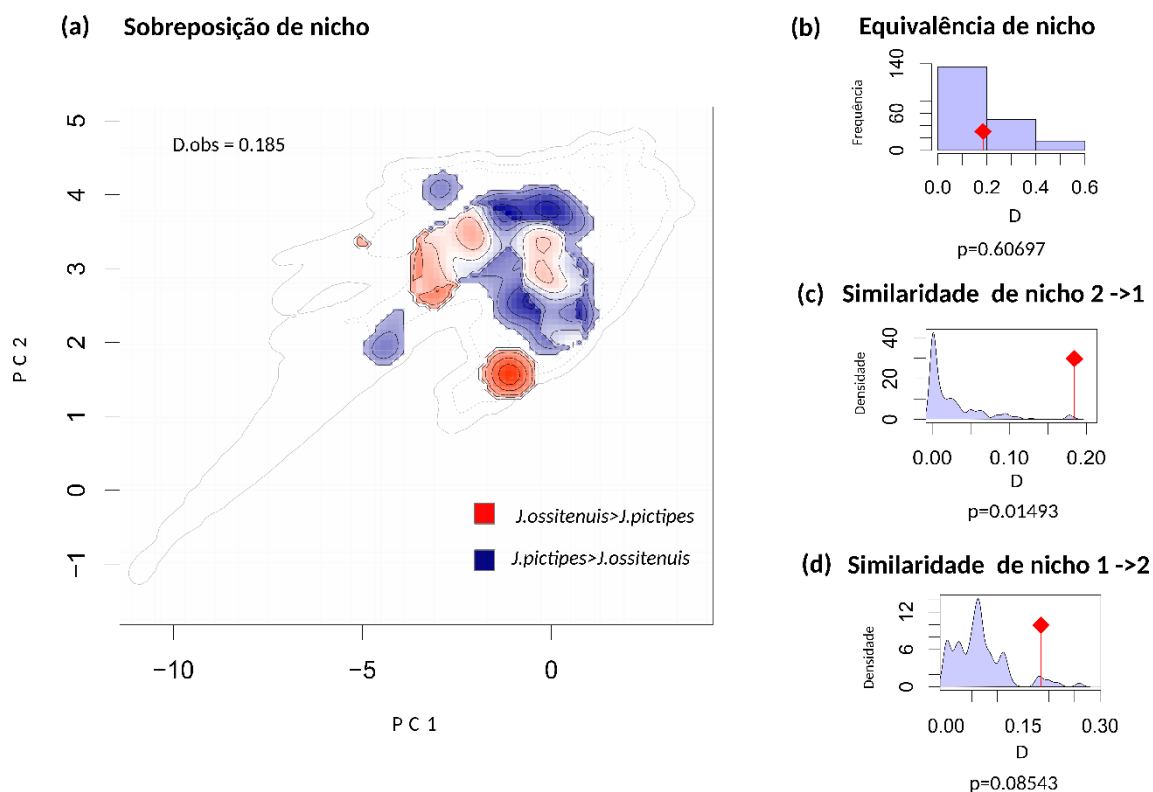


Figura 2: (a) Diferença entre a grade de densidade de ocupação do espaço ambiental de *J. ossitenuis* e *J. pictipes* nos componentes principais 1 e 2 (PC1 e PC2) e valor do índice D para os dados observados. As linhas sólida e pontilhada ilustram 100% e 50% do espaço ambiental disponível. b) Teste de equivalência. (c) Teste de fundo deslocando a distribuição de *J. pictipes* (d) Teste de fundo deslocando a distribuição de *J. ossitenuis*. Os losangos vermelhos representam o valor de sobreposição de nicho (Índice D) para os dados originais.

Modelagem climática

Os modelos consenso para as distribuições atuais foram semelhantes às distribuições conhecidas das espécies. As áreas de alta adequação das espécies ocorrem de forma sobreposta e se mantiveram, em todos os períodos projetados, na porção sul da Mata Atlântica (Figura 3). A região central da área prevista permaneceu estável em todas as projeções e os eventos de perda de adequabilidade podem ser vistos mais claramente nas bordas da distribuição.

As projeções pretéritas indicaram um intervalo de adequação maior do que o atual durante o UGM (811.681,26 km²) para *J. ossitenuis*, com áreas adequadas que se estendia mais a oeste do que atualmente e a leste sobre a plataforma continental. Durante o HM,

houve uma redução da área adequada atingindo intervalo de adequação semelhante ao atual. Para o presente, houve um pequeno ganho de área adequada ao sul em relação ao HM (Figura 3, painel superior). *Juliomys pictipes* demonstrou um padrão semelhante a *J. ossitenuis*, com um maior intervalo de adequação durante o UGM (965.691,09 km²), com um adicional de mais áreas adequadas a sul. Durante o HM também sofreu redução de área adequada, com uma expansão destas para noroeste. Ao contrário de *J. ossitenuis*, houve uma perda de 39,49% no presente em relação à área de adequabilidade do HM que se estendia a noroeste, com as demais regiões permanecendo estáveis em relação ao período anterior (Figura 3, painel central).

Para os cenários futuros foram previstos novos eventos de redução de adequabilidade para o ano de 2050 para as duas espécies. No cenário intermediário (RCP 4.5), *J. ossitenuis*, sofreu uma redução de 39,95 % e *J. pictipes* uma redução de 25,29% (Figura 3). Nos demais cenários, RCP 2.6 e RCP 8.5, ambas espécies sofrem com a redução de adequabilidade (Figura S3, Material Suplementar). Para o ano de 2070, no cenário intermediário (RCP 4.5), *J. ossitenuis* apresentou uma redução de 26% em relação a 2050 e *J. pictipes* 19,49% (Figura 3). O único cenário que demonstrou estabilização foi o mais otimista (RCP 2.6), onde ambas as espécies tiveram algum ganho de área (3,78% para *J. ossitenuis* e 15,38% para *J. pictipes*) (Figura S3, Material Suplementar). No cenário pessimista (RCP 8.5), novos eventos drásticos de redução ocorrem em ambas as espécies, podendo ultrapassar 40% (Figura S3, Material suplementar).

Quando excluimos as áreas abaixo de 800 m de altitude, *J. ossitenuis* apresenta uma área de adequabilidade 37% menor do que a área projetada considerando todo gradiente altitudinal para o período presente. A variação de área de adequabilidade em km² para todos os períodos projetados pode ser visualizada na Tabela S2 do material suplementar.

Apesar das espécies apresentarem eventos de ganho e perda de área adequada semelhantes, *J. pictipes* demonstrou uma taxa menor de perda de área adequada e uma taxa maior de ganho do que o observado para *J. ossitenuis*, mesmo quando consideramos apenas as áreas acima de 800 m, onde os eventos de perda foram menores. Isso fez com que *J. pictipes* apresentasse em todas as épocas uma proporção de área adequada maior que *J. ossitenuis*. Essa diferença ficou mais acentuada a partir do HM, onde a área projetada para *J. pictipes* passa a corresponder ao dobro ou mais da área projetada para *J. ossitenuis* para um mesmo período.

Apesar da diferença de adequabilidade projetada, nenhuma das duas espécies se enquadrrou no critério B1b (i) da IUCN, pois ambas tiveram um valor de extensão de ocorrência acima de 20.000 km², tanto para o presente como para os períodos projetados para o futuro (Tabela S2, Material Suplementar).

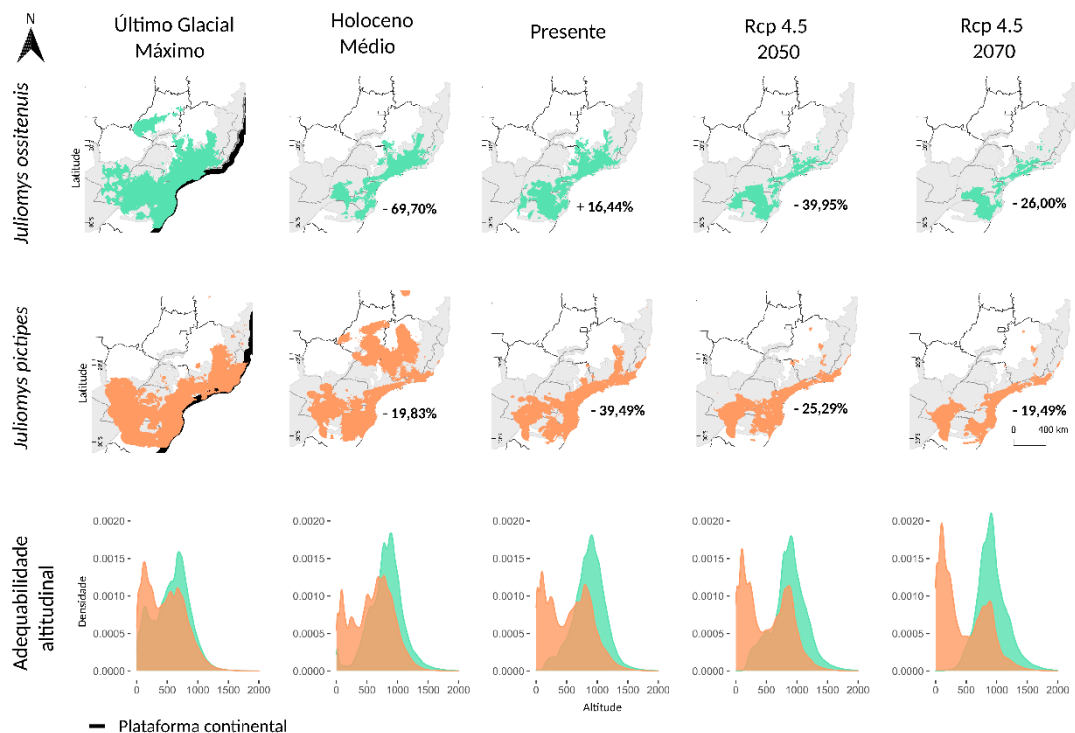


Figura 3: Mapas de adequabilidade climática e gráficos de adequabilidade altitudinal para *Juliomys ossitenuis* (em verde) e *Juliomys pictipes* (em laranja). Em cinza, áreas de inadequação e porcentagens, indicando a proporção de ganho ou perda de área adequada em relação ao período anterior. Cenários climáticos: UGM (Último Glacial Máximo, 21.000 anos atrás), HM (Holoceno Médio, 6.000 anos atrás), Presente (1960-1990), Futuro ano de 2050 (RCP 4.5), Futuro ano 2070 (RCP 4.5). Os demais cenários futuros (RCP 2.6 e RCP 8.5) para os anos de 2050 e 2070 podem ser visualizados no Material Suplementar, Figura S3.

Quanto à variação de gradiente altitudinal, *J. ossitenuis* apresentou uma maior amplitude altitudinal para o UGM, com distribuição de área adequada abaixo de 1.000 m de altitude. No HM, a distribuição das áreas adequadas se moveu para faixas altitudinais mais altas, atingindo um intervalo altitudinal semelhante ao atual. Para o futuro, observa-se uma sutil movimentação para altitudes ainda mais altas (Figura 3, painel inferior). Essa variação se torna mais evidente em cenários menos otimistas, como no RCP 4.5 (Figura 3) e RCP 8.5 (Figura S3, Material Suplementar). *Juliomys pictipes* manteve amplitude

semelhante para todos os períodos, sem indicar grandes variações de intervalo. Sua distribuição em todas as épocas se deu majoritariamente em altitudes abaixo de 1.000 m (Figura 3, painel inferior). No passado (UGM), as duas espécies apresentavam uma sobreposição altitudinal maior, mas a partir do Holoceno as espécies passaram a demonstrar dinâmica de ocupação altitudinal divergente (Figura 3, painel inferior). O pico de densidade de áreas adequadas para *J. ossitenuis* se consolidou na faixa dos 1.000 m de altitude, enquanto *J. pictipes* apresentou uma distribuição atual bimodal, com um pico abaixo dos 200 m e outro na faixa dos 800 a 1.000 m. Este último representa uma estreita faixa de sobreposição com *J. ossitenuis*, que reflete as áreas de ocorrência de simpatria entre essas espécies no período atual. Essa sobreposição, no entanto, tende a se estreitar cada vez mais de acordo com as projeções futuras (Figura 3, painel inferior).

Em relação à latitude, as duas espécies apresentam uma distribuição majoritariamente dentro da faixa de 20 a 30 graus de latitude sul. *Juliomys pictipes* demonstrou uma amplitude latitudinal de áreas adequadas estável ao longo do tempo (Figura 3, painel central). *Juliomys ossitenuis* tinha grande parte da distribuição das áreas adequadas em latitudes maiores durante o UGM, no entanto, na passagem do HM para o período presente, houve um aumento de área adequada em latitudes menores (Figura 3, painel superior). No futuro, tanto para 2050 quanto para 2070, o inverso ocorre, no RCP 4.5 (Figura 3) e nos demais cenários (Figura S3, Material Suplementar), as espécies sofrem uma redução de densidade de área adequada em latitudes mais baixas em relação ao presente, restando uma maior área de adequação em latitudes mais altas, referentes a região mais sul do Brasil. Para os registros de ocorrência conhecidos, encontrou-se alta correlação entre latitude e altitude ($r=0,92$) para *J. ossitenuis* e moderada ($r=0,49$) para *J. pictipes*.

DISCUSSÃO

Neste estudo, identificamos que *J. ossitenuis* e *J. pictipes* não apresentam uma divergência clara entre nichos climáticos. Porém, dado um fundo climático comum, as espécies se diferenciam quanto à ocupação do nicho climático em função de diferenças nas variáveis mais relevantes e amplitude de resposta, indicando algum grau de segregação. Nossos resultados também mostraram que ambas as espécies são positivamente afetadas por climas mais frios e úmidos e negativamente por climas quentes e secos, mas apresentam diferentes intensidades de respostas as mudanças

climáticas previstas: *J. ossitenuis* deve apresentar mudança de alcance, perda de área de adequabilidade, movimentação altitudinal, enquanto *J. pictipes* pode perder área com menos intensidade e sofrer pouca ou quase nenhuma variação altitudinal. Esses resultados reforçam as previsões de que espécies restritas a regiões de montanha apresentam nichos mais estreitos e especializados e tendem a ser mais ameaçados pelas mudanças climáticas futuras (La Sorte & Jetz, 2010; Chen, Hill, Ohlemüller, Roy & Thomas, 2011).

Estudos anteriores (Delciellos et al., 2020; Christoff et al., 2016) sugeriram que a altitude seria um importante fator organizador da distribuição de *J. ossitenuis* e no estabelecimento de áreas de simpatria com *J. pictipes*. Apesar de *J. ossitenuis* e *J. pictipes* serem facilmente diferenciadas através de análise molecular, cariótipo e morfologia (Pavan & Leite, 2011; Aguiéiras et al., 2013; Delciellos et al., 2020; Christoff, et al., 2016, Costa et al., 2007), até o momento nenhum estudo identificou diferenças de ocupação do estrato florestal, dieta ou fatores climáticos específicos entre estas espécies, apesar de existirem registros de sintopia (Delciellos et al., 2020). Portanto, os fatores que promovem a restrição de *J. ossitenuis* em gradientes altitudinais mais elevados ainda são desconhecidos. Todavia, todos os trabalhos que documentaram a ocorrência destas espécies, identificaram que elas se diferenciam quanto ao uso do gradiente altitudinal, sugerindo que elas apresentam preferências de habitat ou diferentes comportamentos em relação ao uso do espaço (Delciellos et al., 2020).

O presente estudo identificou que as espécies possuem nichos equivalentes, mas respondem a diferentes de requisitos climáticos dentro deste nicho compartilhado e possuem diferenças contrastantes de amplitude e ocupação ambiental. A precipitação atuou como principal fator para a previsão do modelo de *J. ossitenuis*, enquanto as variáveis derivadas de temperatura mostraram uma melhor contribuição para o modelo de *J. pictipes*. Além disso, *J. pictipes* demonstrou uma maior amplitude de ocorrência tanto para variáveis de temperatura como precipitação, refletindo sua tendência mais generalista, que permite explorar uma ampla gama de condições ambientais, corroborando o fato de ser a espécie mais amplamente distribuída do gênero, tanto em termos de latitude quanto de altitude. *Juliomys ossitenuis*, no entanto, apresentou faixas mais estreitas de amplitude e, conseqüentemente, uma melhor capacidade preditiva dos modelos para variáveis extremas em detrimento de variáveis médias, como baixa temperatura e alta precipitação em épocas mais quentes, indicando uma maior especificidade climática. A especialização é um mecanismo comum de diferenciação de

nicho que permite a coexistência de espécies com requisitos ecológicos semelhantes (Wilson & Yosshimura, 1994). Uma população especializada é composta por indivíduos que utilizam uma janela estreita de recursos com pouca ou nenhuma variação. A preferência de *J. ossitenuis* por níveis altitudinais mais altos, no entanto, pode indicar uma especialização que vai além de preferências climáticas.

Diversos fatores variam ao longo do gradiente altitudinal, como a temperatura, vegetação, topografia e precipitação. Essa heterogeneidade ambiental afeta diretamente a tolerância das espécies aos fatores abióticos e modela seus padrões de ocorrência (Graham et al., 2014). Existem duas categorias de variáveis relacionadas a altitude: aquelas que são fisicamente relacionadas, como temperatura e pressão atmosférica e aquelas que não dependem diretamente da variação altitudinal, mas que são fortemente associadas às características locais como a umidade, precipitação e incidência solar (Korner, 2007). Em montanhas tropicais, o aumento da altitude é acompanhado não só pela mudança dos climas locais, como também pela mudança na estrutura e aparência da vegetação local, e os cinturões de vegetação caracterizam os gradientes de elevação e refletem a precipitação local (Antonelli et al., 2018). Apesar de nossos modelos indicarem área de adequação para *J. ossitenuis* em altitudes menores, nenhum trabalho registrou a espécie em locais abaixo de 800 m de altitude, sugerindo que não são apenas fatores climáticos que restringem a ocorrência de *J. ossitenuis*. A alta afinidade da espécie por níveis altos de precipitação e a restrição altitudinal, pode potencialmente refletir a preferência da espécie pelo tipo de vegetação, uma vez que o gradiente altitudinal é caracterizado por diferentes fitofisionomias.

A Mata Atlântica apresenta diferentes fitofisionomias, podendo ser classificadas em: florestas submontana (0–500 m), montana (500–1.500 m), alto-montana (1.500–2.000 m) e campos de altitude (> 2.000 m) (Velo, Rangel-Filho & Lima, 1991). A ocorrência de processos meteorológicos, como frentes frias, influencia diretamente a temperatura e os níveis de precipitação, que por sua vez criam condições ambientais necessárias para a ocorrência de cada vegetação (Vale et al., 2021). As regiões de simpatria entre *J. ossitenuis* e *J. pictipes* e os locais de ocorrência restrita do primeiro, fazem parte das florestas montana e alto-montana, que são caracterizadas por receberem mais umidade, pois estão mais próximas da faixa de condensação das nuvens, aumentando sua retenção hídrica (Hamilton, Juvik, Scatena, 1995; Velo et al., 1991). Além disso, sua taxa de

evapotranspiração é menor por receberem menores níveis de radiação solar e a baixa taxa de decomposição também auxilia na retenção da umidade (Bruijnzeel, 2000).

A forte correlação geográfica vista entre espécies e as fitofisionomias de altitude sugerem que a história evolutiva delas possam estar ligadas aos eventos que levaram à diferenciação das formações florestais e fragmentações históricas das fitofisionomias no sudeste e sul da Mata Atlântica (Lara, Geise & Schneider, 2005; Gonçalves, 2006). Em ecossistemas de montanha, espécies tendem a responder sincronicamente aos eventos de expansões e contrações das faixas de vegetação diante das mudanças ambientais, se expandindo ou contraindo na mesma direção (Santos, Thorne, & Moritz, 2015) e levando muitas vezes a adaptações locais e especiação em linhagens residentes (Antonelli et al., 2018). Essa afinidade por determinadas fitofisionomias, no entanto, só pode ser percebida para *J. ossitenuis*. No caso de *J. pictipes*, a vegetação não indica um fator de restrição, uma vez que ele ocorre ao longo de todo gradiente altitudinal e, portanto, em diferentes fitofisionomias e condições climáticas. Regiões de montanha apresentam um pico de riqueza de espécies nas médias altitudes devido à transição entre as zonas de baixa e alta elevação o que pode promover a sobreposição de comunidades e a co-ocorrência de muitas espécies (Lomolino, 2001). Além disso, *J. pictipes* e *J. ossitenuis* não são espécies irmãs, com uma separação relativamente antiga sugerida entre as duas (Gonçalves et al., 2020; Pardiñas et al., 2008). Sendo assim, a simpatria entre *J. ossitenuis* e *J. pictipes* pode representar uma zona de contato secundário uma vez que nichos semelhantes são mais esperados entre espécies não irmãs aumentando assim a chance de sobreposição (Peterson et al., 2011).

Zonas de simpatria levam as espécies a enfrentarem desafios significativos e contrastantes. As interações competitivas e reprodutivas representam poderosos agentes de seleção para organismos que compartilham características (Porreca et al., 2017). Em regiões neotropicais como a Mata Atlântica, é comum que espécies congêneres de roedores coexistam em uma mesma área e sejam morfologicamente e ecologicamente semelhantes, como pode ser observado em espécies de *Delomys* (Gonçalves & Oliveira, 2014), *Akodon* (Gonçalves et al., 2007) e *Brucepattersonius* (Abreu et al., 2021). No entanto, de acordo com a teoria da exclusão competitiva (Gause, 1934; Hardin, 1960), espécies ecologicamente semelhantes não deveriam ser capazes de ocupar o mesmo nicho indefinidamente, sem que haja divisão de recursos. Frequentemente, a ocorrência de simpatria entre espécies é possível devido à partição de pelo menos uma dimensão de

seus nichos ecológicos, como temporal, espacial, de recursos, ou por meio de diferenças diárias e/ou sazonais (Mallet, Meyer, Nosil & Feder, 2009; Khelifa et al., 2013). Nas áreas em que *J. ossitenuis* e *J. pictipes* ocorrem em simpatria, as análises de sobreposição de nicho evidenciaram diferença entre a densidade de ocupação do gradiente ambiental, levando a uma partição na ocupação do espaço tridimensional.

Apesar da distribuição geográfica de *J. pictipes* englobar toda distribuição de *J. ossitenuis*, a simpatria entre elas foi documentada apenas em cinco pontos em faixas altitudinais bem delimitadas, onde a abundância de *J. pictipes* se mostrou bem menor do que em alopatria (Delciellos et al., 2020), sendo provavelmente um reflexo de competição interespecífica. Quando espécies coexistem utilizando recursos de forma diferente, a segregação de nicho pode surgir como efeito da competição interespecífica (Biedma, Calzada, Godoy & Román, 2020). Estudos focados no papel da variação ambiental versus competição na coexistência (Dufour et al., 2015) revelaram que a evolução de roedores em alopatria resultou em adaptação levando a diferentes preferências de habitat. No entanto, uma vez que a simpatria ocorre como contato secundário em locais onde as características ambientais não permitem a separação completa das espécies, a competição pode explicar a redução da sobreposição interespecíficas revelando que tanto a variação ambiental quanto a competição podem moldar a coexistência de espécies (Dufour et al., 2015).

Acredita-se que as comunidades atuais de mamíferos que habitam as regiões de montanha tenham sido moldadas principalmente pelos eventos dos últimos 20.000 anos (Rickart, 2001). Fortes evidências indicam que as flutuações climáticas globais, e os ciclos glaciais / interglaciais do Pleistoceno em particular, desempenharam um papel fundamental na distribuição dos organismos vivos (Hewitt, 2000). Nas florestas tropicais, como a Mata Atlântica, diversos trabalhos testaram e sugeriram o modelo de refúgios pleistocênicos como um importante direcionador (Carnaval, Hickerson, Haddad, Rodrigues & Moritz, 2009; Carnaval et al., 2014). Essa hipótese parte do princípio de que o UGM teria sido marcadamente frio e seco e as distribuições das espécies teriam sofrido um evento de contração em direção a áreas de estabilidade ou refúgios florestais e, que no período interglacial o aumento da temperatura teria favorecido a expansão das florestas, e da distribuição das espécies.

Aqui, porém, observamos uma dinâmica de adequação ambiental contrária à hipótese dos refúgios. A alta adequabilidade climática prevista para ambas as espécies durante o UGM com previsão da plataforma continental como um local de adequabilidade apoia a hipótese da Mata Atlântica (Leite et al., 2016), a qual sugere que as condições climáticas deste período promoveram eventos de expansão uma vez que o recuo dos oceanos expôs a plataforma favorecendo a expansão de ambientes florestais e espécies especialistas de floresta. E a máxima previsão de *J. ossitenuis* sob níveis de precipitação mais altos corroboram estudos que indicam que condições frias e úmidas persistiram durante a maior parte do último período glacial (Cruz Jr et al., 2006; Francisquini et al., 2020)

Para o HM, a adequabilidade seguiu uma tendência oposta à anterior: o clima mais seco e quente levou a redução de adequabilidade de *J. ossitenuis*, mas modificou pouco a região central da distribuição de *J. pictipes*, que permaneceu estável. O aumento da distribuição de áreas adequadas para *J. pictipes* a oeste pode indicar um erro de sobreprevisão, pois estima condições adequadas para espécie fora dos limites da Mata Atlântica, assim como ocorrido em Carnaval et al. (2008; 2009). Por ser um período relativamente recente, o HM representa o análogo mais próximo do clima atual (Bradley, 2008). Ao comparar a área de adequação máxima das espécies atuais com os cenários futuros, observa-se a redução de área adequada para uma proporção menor do que a vista na passagem do UGM para o Holoceno. Neste contexto, o HM representa um bom comparativo entre efeitos por causas naturais e antrópicas. Estudos paleoclimáticos mostram que o aquecimento do início do Holoceno foi causado por eventos naturais relacionados com variações nos níveis de insolação global (Dias, Turcq, Dias, Braconnot & Jorgetti, 2009; Power et al., 2008), mas indicam que as condições climáticas futuras irão potencialmente exceder os climas mais quentes já vistos anteriormente (Bradley, 2008).

De acordo com o Quinto Relatório de Avaliação do IPCC (CMIP5) (IPCC, 2013), é muito provável que até o final do século 21, a temperatura global ultrapasse 1,5°C em relação ao século 20 e continuará para além de 2100, exceto no RCP 2.6. No entanto, o IPCC sugere que os cenários mais extremos, RCP 2.6, mais otimista, onde as emissões são reduzidas em cerca de 90% em 2100 em comparação com o presente e o RCP 8.5, onde as emissões de gases continuam praticamente inexploradas, e um aumento global médio de 4,0 ° C é projetado para o final do século sejam pouco prováveis de ocorrer

(Vale et al., 2021), e que o RCP 4.5 representa um cenário intermediário mais real de estabilização. No entanto, além da mudança da temperatura, à medida que o clima aquece podem ocorrer alterações de precipitação, como frequência, intensidade e duração. Isso ocorre porque o aquecimento da superfície aumenta a capacidade de retenção de água da atmosfera (Sun, Solomon, Dai & Portmann, 2007). Apesar da dificuldade em mensurar variações na precipitação, estudos indicam que as alterações em todo globo terrestre em razão das mudanças climáticas futuras não serão uniformes (IPCC, 2013).

Devido a sua grande amplitude latitudinal e altitudinal, a Mata Atlântica apresenta diferentes regimes climáticos e, portanto, não demonstra uma tendência clara quanto a variação da precipitação (Vale et al., 2021). Os biomas da América do Sul irão enfrentar temperaturas mais altas e redução da umidade e, dentre estes biomas, os florestais são mais vulneráveis e menos resilientes a essas alterações que do que os de vegetação aberta (Anjos & Toledo, 2018). Quanto aos efeitos das mudanças do clima previstas por estes cenários, acredita-se que dentro das regiões florestais, as regiões montanhosas serão mais afetadas pelo aumento da temperatura e irão aquecer três vezes mais rápido que a média global (Nogués-Bravo et al., 2007) e que as espécies endêmicas destas regiões irão alterar seus intervalos em direção a faixas mais altas de elevação em busca de climas mais amenos (Chen et al., 2011).

Espécies congêneres e simpátricas podem se sobrepor no espaço climático, mas tendem a responder idiossincraticamente à mudança climática (Porreca et al., 2017). Apesar da hipótese de a variabilidade climática postular que a tolerância térmica de um organismo deve corresponder a variabilidade climática por ele experimentada, e por isso, espécies de alta elevação devem ter uma tolerância térmica mais ampla que espécies de baixada, estudos indicaram que isso é válido para aves, mas não para mamíferos (Khaliq, Hof, Prinzinger, Böhning-Gaese & Pfenninger, 2014). Mamíferos possuem tolerâncias térmicas mais estreitas e uma alta incompatibilidade entre limites fisiológicos e condições ambientais experimentadas, principalmente nas regiões tropicais (Khaliq et al., 2014; Colwell, Brehm, Cardelús, Gilman & Longino, 2008). Portanto, eles terão uma menor capacidade de acompanhar a variação rápida do clima por ocuparem faixas específicas de temperatura, que implicam em diferentes condições fisiológicas (Sandoval-Castillo et al., 2020) e capacidade de dispersão (Schloss, Nuñez, & Lawler, 2012; Mamantov, Gibson-Reinemer, Linck & Sheldon, 2021). Acredita-se que aquelas espécies que ocorrem em altitudes elevadas tendam a experimentar mais mudanças de alcance, particularmente a

contração de seus limites inferiores, sendo o clima o fator de maior influência. Para elevações baixas e médias, estudos observaram maiores mudanças relacionadas à mudança do habitat (Santos et al., 2017). Essa baixa influência do clima sugere que essas espécies de altitude baixa a média já ocupa uma ampla gama de condições climáticas, visto que ocorrem em uma faixa de elevação muito mais ampla e estando, portanto, adaptadas à variabilidade do clima (Santos et al., 2017; Santos et al., 2015; Rubidge, Monahan, Parra, Cameron & Brashares, 2011).

Nossas projeções reforçam essas previsões em todos os cenários, incluindo o cenário mais real de estabilização (RCP 4.5), onde *J. ossitenuis* sofre com a perda de cerca de 40% de sua área adequada atual até 2050, o que representa quase o dobro de perda sofrida por *J. pictipes* para o mesmo período. Além disso, a alta capacidade de previsão para isothermalidade no caso de *J. pictipes*, indica a capacidade da espécie de buscar mecanismos que possibilitem sua adaptação frente a variações em curta escala de tempo (Costa, Moura, Machado & Bueno, 2018), sugerindo que ela seja mais resiliente aos efeitos das oscilações climáticas.

A variação da distribuição altitudinal também foi mais significativa para *J. ossitenuis*. Sua distribuição tende a se deslocar para altitudes mais altas, com a redução da densidade de área de adequabilidade que, por sua vez, aumenta em regiões de latitudes maiores para os cenários mais quentes. Isso implica em uma maior perda de área na região norte da distribuição, restando uma proporção de área adequada maior no limite sul da Mata Atlântica, resultado congruente com uma expansão projetada para o sul da vegetação da Mata Atlântica (Salazar, Nobre & Oyama, 2007; Vale et al., 2021).

A perda de área em altas altitudes podem ser devido ao padrão topográfico da Mata Atlântica em formato de pirâmide, que faz com que as espécies acabem sendo afetadas pela redução da área disponível ao buscarem faixas climáticas mais adequadas através de movimentos ascendentes (Elsen & Tingley, 2015). Dessa forma, *J. ossitenuis* sofrerá diminuição da densidade de área adequada altitudinal e, simultaneamente, perda de área de adequação climática dentro de sua distribuição.

Nossa análise evidenciou um alto índice de correlação negativa (-0,92) entre altitude e latitude para os registros existentes de *J. ossitenuis*, assim como encontrado anteriormente (Costa et al., 2007), o que indica o potencial da espécie de ocorrer em

altitudes menores que estejam localizadas em latitudes maiores driblando assim a falta de área altitudinal. Em regiões tropicais, a taxa média de deslocamento latitudinal pode ser maior que a altitudinal (Chen et al., 2011). Entretanto, outros estudos que também previram mudanças na adequabilidade de espécies da Mata Atlântica para o sul (Ferro, Lemes, Melo, Loyola, 2014; Hoffmann, Vasconcelos & Martins, 2015; Vale, Souza, Alves & Crouzeilles, 2018) indicam que a correlação negativa entre altitude e latitude é um indicativo de que estas espécies são mais sensíveis às mudanças do clima, pois buscam rastrear áreas com condições climáticas semelhantes a aquelas as quais são adaptadas através do movimento latitudinal, compensando assim a mudança do clima local (Hollenbeck & Sax, 2021).

Movimentos latitudinais implicam que as espécies terão que se deslocar ao longo da paisagem, mas pequenos mamíferos não-voadores naturalmente já apresentam uma capacidade de dispersão limitada (Prevedello, Forero-Medina & Vieira, 2010) e o cenário atual já indica que as espécies precisarão mover-se através de paisagens com alto impacto humano, o que deve inibir seus movimentos (Schloss et al. 2012). Apesar das previsões pessimistas, as regiões montanhosas da Mata Atlântica representam 12% de todo bioma e estão atualmente sob menor pressão no quesito perda de vegetação natural (da Silva, Millington, Moran, Batistella & Liu, 2020). Dessa forma, é mais parcimonioso inferir que as espécies que hoje já ocupam as montanhas permaneçam lá ao invés de se moverem latitudinalmente pela paisagem, assim como as espécies que ocorrem em regiões mais baixas se desloquem para maiores altitudes.

As regiões de montanha da Mata Atlântica desempenham um papel vital na conservação de inúmeras espécies. Estando sob menor pressão do que as baixadas, a perda de vegetação em áreas montanas foi cerca de 13 vezes menor que em áreas de baixa altitude nos últimos 30 anos, resultando em fragmentos de vegetação naturais maiores do que as áreas baixas (da Silva et al., 2020). Em contrapartida, uma baixa proporção dessas áreas encontra-se sob proteção integral e as estimativas sugerem um aumento de áreas construídas em regiões de alto declive nos últimos anos. Esses fatores afetam os serviços ecossistêmicos e colocam a região e sua fauna e flora sob intensa ameaça (da Silva et al., 2020).

Atualmente, cerca de 500 espécies endêmicas da Mata Atlântica encontram-se em alguma categoria de ameaça (ICMBio, 2018). As duas espécies de *Juliomys* aqui

estudadas recebem diferentes classificações regionais ao longo de sua distribuição. No Paraguai e na Argentina, onde só foi registrada a ocorrência de *J. pictipes*, ela é listada como vulnerável (VU), pois o habitat em que ocorre é altamente fragmentado e suas populações são consideradas separadas do Brasil, aumentando assim a chance de isolamento (Asociación Paraguaya de Mastozoología y Secretaría del Ambiente, 2017). Os estados brasileiros do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, Rio de Janeiro, São Paulo e Minas Gerais não incluíram nenhuma das espécies na lista de ameaçadas. O Espírito Santo é o único estado brasileiro com ocorrência das duas espécies que avaliou e classificou ambas: *J. pictipes* como pouco preocupante (LC) e *J. ossitenuis* como quase ameaçado (NT). Na lista nacional (ICMBio, 2018), ambas receberam a classificação de menos preocupante (LC) e na lista mundial (<https://www.iucnredlist.org/>), apenas *J. pictipes* foi avaliado e classificado como menos preocupante (LC).

A ausência de espécies em listas regionais e globais pode ser devido ao fato de serem pouco abundantes na natureza, principalmente as mais restritas geograficamente e com muitas lacunas de conhecimento em relação a sua ecologia e tamanho populacional, o que dificulta a aplicação direta dos critérios devido às dificuldades em se estimar tamanho e viabilidade de suas populações (Fivaz & Gonseth, 2014). Nesses casos, os modelos climáticos aqui gerados podem ser utilizados como fonte de informação para permitir a classificação das espécies que ainda não foram incluídas em nenhuma categoria. Nossos modelos indicam que *J. pictipes* poderia permanecer em sua categoria atual (LC) pois, apesar de ter sido previsto declínio de área adequada para espécie no futuro, ela tende a permanecer amplamente distribuída tanto latitudinalmente como altitudinalmente. Para *J. ossitenuis*, apesar de nossos resultados não permitirem a classificação da espécie dentro dos critérios de avaliação da IUCN, eles reforçam que a espécie ocorre em áreas restritas ao longo do gradiente ecológico e apontam um declínio de cerca de 40% de área adequada para os próximos 30 anos. A identificação de condições ambientais potencialmente adequadas para a espécie que possui poucas informações conhecidas, fornece maior valor para inferir a ecologia da espécie e orientar futuras expedições e fomentar futuras reavaliações (Syfert et al., 2014; Pearson, Raxworthy, Nakamura & Peterson, 2007).

Grande parte dos estudos de modelagem climática apresentam incertezas devido a limitação de dados ou recursos (Phillips et al., 2009) e por considerarem muitas vezes que as variáveis em escala mais abrangente (i.e. menor, resolução) são preditores

significativos de condições que influenciam as espécies. Entretanto, muitas interações entre as espécies e o ambiente ocorrem em escalas finas (i.e. maior, resolução) e, portanto, a granulação grosseira das variáveis disponíveis pode ser incapaz de captar todas as condições abióticas realmente vivenciadas pelos indivíduos (Ficetola et al., 2018). Além disso, modelos climáticos não incluem interações bióticas, que podem desempenhar um papel na formação das respostas dinâmicas das espécies às mudanças no clima (Araújo & Luoto, 2007; Giannini, Chapman, Saraiva, Alves-dos-Santos & Biesmeijer, 2013). Mesmo com estas incertezas, nossos modelos corroboram diversos estudos que previram uma redução da distribuição ou adequação climática no futuro para a grande maioria das espécies (Vale et al., 2020). Representam, portanto, uma poderosa ferramenta para estudos de processos evolutivos, ecológicos e para a avaliação de espécies sob condições atuais ou potencialmente alteradas e planejamento de conservação (Phillips et al., 2009).

CONCLUSÃO

Juliomys ossitenuis e *Juliomys pictipes* se sobrepõem no espaço climático, mas são segregados espacialmente por diferenças de amplitude de ocupação e requisitos climáticos relevantes, o que está possivelmente relacionado a um conjunto de fatores que englobam desde singularidades ecológicas intrínsecas de cada espécie a interações bióticas experimentadas por elas. Ações antrópicas estão intensificando processos de aquecimento global, uma vez que o impacto previsto para o futuro é maior que o observado durante o aquecimento natural do início do Holoceno. Em cenários de mudanças climáticas que tendem ao aquecimento e à seca, ambas as espécies tendem a responder negativamente, com perda de área adequada. *Juliomys ossitenuis*, contudo, demonstrou uma taxa maior de perda de adequabilidade e deslocamento altitudinal do que *J. pictipes*. Desta forma, é provável que as mudanças climáticas previstas para o futuro afetem diretamente e com maior intensidade as espécies de ocorrência restrita às regiões de altitudes mais altas por apresentarem preferências específicas e uma menor resiliência as variações do clima.

As espécies de baixa e média altitude, apesar de apresentarem uma maior resistência quanto à variação do clima, tendem a sofrer mais diretamente os impactos da fragmentação florestal, do uso do solo e da ocupação humana. Diante dessas informações,

demonstramos que o ecossistema de montanha da Mata Atlântica é suscetível a degradação por meio de diferentes fatores e que as espécies endêmicas desta região serão afetadas por uma perda potencial de áreas. Sendo assim, o desenvolvimento de estudos sobre as espécies que ocupam essa região e suas potenciais ameaças são fundamentais para que ações preventivas ou reparadoras sejam implementadas, a fim de frear a perda de habitat e de biodiversidade

REFERÊNCIAS

- Abreu, EF, Jung, DMH, Christoff, AU, Valiati, VH, Jansa, AS & Percequillo, AR (2021). Systematics of *Brucepattersonius* Hershkovitz, 1998 (Rodentia, Sigmodontinae): molecular species delimitation and morphological analyses suggest an overestimation in species diversity. *Systematics and Biodiversity*, 1-26.
- Aguieiras, M, Santos, BA, Azamor, L, Barbosa, JL, Bezerra, AC, Silva, KCC & Geise, L (2013). Primeiro registro de *Juliomys ossitenuis* Costa, Pavan, Leite & Fagundes, 2007 e simpatria com *Juliomys pictipes* (Osgood, 1933) (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) na Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, 68, 57-64.
- Allouche, O, Tsoar, A & Kadmon, R (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa, and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1223-1232.
- Alves, KS (2013). Padrões de distribuição de pequenos mamíferos não voadores na Mata Atlântica do Brasil e variáveis ambientais associadas. *Dissertação de mestrado em Ciências Biológicas (Biologia Animal)*. Vitória, ES: Universidade Federal do Espírito Santo.
- Anjos, LJ & de Toledo, PM (2018). Measuring resilience and assessing vulnerability of terrestrial ecosystems to climate change in South America. *PloS one*, 13(3), e0194654.
- Antonelli, A, Kissling, WD, Flantua, SG, Bermúdez, MA, Mulch, A, Muellner-Riehl, AN & Hoorn, C (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience*, 11(10), 718-725.

Araújo, MB & Luoto, M (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16(6), 743-753.

Asociación Paraguaya de Mastozoología y Secretaría del Ambiente (2017). Libro Rojo de los Mamíferos del Paraguay: especies amenazadas de extinción. Asunción. Editorial CREATIO. pp.137.

Bezerra, AC & Geise, L (2015). O estado da arte de *Marmosops incanus* (Lund, 1840) (Didelphimorphia, Didelphidae): uma síntese. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, 73, 65-86.

Biedma, L, Calzada, J, Godoy, JA, & Román, J (2020). Local habitat specialization as an evolutionary response to interspecific competition between two sympatric shrews. *Journal of Mammalogy*, 101(1), 80-91.

Bloom, TD, Flower, A & DeChaine, EG (2018). Why georeferencing matters: Introducing a practical protocol to prepare species occurrence records for spatial analysis. *Ecology and Evolution*, 8(1), 765-777.

Bradley, RS (2008). Holocene perspectives on future climate change. *Natural Climate Variability and Global Warming*, 254.

Brown, J, Stevens, G & Kaufman, D (1996). The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 597–623.

Brown, JL & Carnaval, AC (2019). A tale of two niches: methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11, e44158.

Bruijnzeel, LA (2000). Hydrology of tropical montane cloud forests: a reassessment. In *Proceedings of the Second International Colloquium* (J.S. Gladwell, ed.). UNESCO, Paris, p. 353-383.

Carnaval, AC & Moritz, C (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35(7), 1187-1201.

- Carnaval, AC, Hickerson, MJ, Haddad, CFB, Rodrigues, MT, Moritz, C (2009). Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, 323, 785–789.
- Carnaval, AC, Waltari, E, Rodrigues, MT, Rosauer, D, Van Der Wal, J, Damasceno, R & Pie, MR (2014). Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141461.
- Carnicer, C, Eisenlohr, PV, de Almeida Jácomo, AT, Silveira, L, Alves, GB, Tôrres, NM, & de Melo, FR (2020). Running to the mountains: mammal species will find potentially suitable areas on the Andes. *Biodiversity and Conservation*, 29,1-15.
- Castellanos-Frías, E, García, N, & Virgós, E (2018). Assessment of the effect of climate changes in the Late Pleistocene and Holocene on niche conservatism of an arvicolid specialist. *Scientific Reports*, 8(1), 1-11.
- Chen, IC, Hill, JK, Ohlemüller, R, Roy, DB & Thomas, CD (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.
- Christoff, AU, Vieira, EM, Oliveira, LR, Gonçalves, JW, Valiati, VH, & Tomasi, PS (2016). A new species of *Juliomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) from the Atlantic Forest of southern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 97(5), 1469-1482.
- Colwell, RK, Brehm, G, Cardelús, CL, Gilman, A. C & Longino, JT (2008). Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322(5899), 258-261.
- Costa, LP, Pavan SE, Leite, YLR & Fagundes, V (2007). A new species of *Juliomys* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Zootaxa*, 1463, 21-37.
- Costa, TR, Moura, C, Machado, ELM & Bueno, ML (2018). Modelagem preditiva da espécie *Lychnophora pohlui* SCH. BIP., no estado de Minas Gerais. *Revista Nativa*, 6(1), 100-106.

- Cruz Jr, FW, Burns, SJ, Karmann, I, Sharp, WD, Vuille, M & Ferrari, JA (2006). A stalagmite record of changes in atmospheric circulation and soil processes in the Brazilian subtropics during the Late Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 25(21-22), 2749-2761.
- da Silva, RFB, Millington, JD, Moran, EF, Batistella, M & Liu, J (2020). Three decades of land-use and land-cover change in mountain regions of the Brazilian Atlantic Forest. *Landscape and Urban Planning*, 204, 103948.
- Davis, MB & Shaw, RG (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673-679.
- de Lima, AA, Ribeiro, MC, de Viveiros Grelle, CE, & Pinto, MP (2019). Impacts of climate changes on spatio-temporal diversity patterns of Atlantic Forest primates. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(2), 50-56.
- De Marco Júnior, P & Siqueira, MF (2009). Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista. *Megadiversidade*, 5(1-2), 65-76.
- Delciellos, AC, Aguiéiras, M, Mendonça, GCD, Loss, AC, Rocha-Barbosa, O, & Geise, L (2020). Sympatry between species of *Juliomys* (Rodentia: Sigmodontinae) along an altitudinal gradient in the Serra da Bocaina National Park. *Biota Neotropica*, 20(3).
- Dias, PLS, Turcq, B, Dias, MAFS, Braconnot, P, & Jorgetti, T (2009). Mid-Holocene climate of tropical South America: a model-data approach. In *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions* (pp. 259-281). Springer, Dordrecht.
- Dufour, CM, Meynard, C, Watson, J, Rioux, C, Benhamou, S, Perez, J & Ganem, G (2015). Space use variation in co-occurring sister species: response to environmental variation or competition? *PLoS One*, 10(2), e0117750.
- Elith, J, Phillips, SJ, Hastie, T, Dudík, M, Chee, YE & Yates, CJ (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57.
- Elsen, PR & Tingley, MW (2015). Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nature Climate Change*, 5(8), 772-776.

Ferraz, KMPMDB, Morato, RG, Bovo, AAA, da Costa, COR, Ribeiro, YGG, de Paula, RC, ... & Traylor-Holzer, K (2021). Bridging the gap between researchers, conservation planners, and decision makers to improve species conservation decision-making. *Conservation Science and Practice*, 3(2), e330.

Ferro, VG, Lemes, P, Melo, AS & Loyola, R (2014). The reduced effectiveness of protected areas under climate change threatens Atlantic Forest tiger moths. *PLoS One*, 9(9), e107792.

Ficetola, GF, Lunghi, E, Canedoli, C, Padoa-Schioppa, E, Pennati, R & Manenti, R (2018). Differences between microhabitat and broad-scale patterns of niche evolution in terrestrial salamanders. *Scientific Reports*, 8(1), 1-12.

Fielding, AH & Bell, JF (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1), 38–49.

Fivaz FP & Gonseth Y (2014). Using species distribution models for IUCN Red Lists of threatened species. *Journal of Insect Conservation*, 18(3):427-36.

Francisquini, MI, Lorente, FL, Pessenda, LCR, Junior, AAB, Mayle, FE, Cohen, MCL, ... & Macario, K (2020). Cold and humid Atlantic Rainforest during the last glacial maximum, northern Espírito Santo state, southeastern Brazil. *Quaternary Science Reviews*, 244, 106489.

Franklin, J (2010). Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.

Gause, GF (1934). The struggle for existence. Williams and Wilkins. Baltimore, Maryland.

Giannini, TC, Chapman, DS, Saraiva, AM, Alves-dos-Santos, I & Biesmeijer, JC (2013). Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators, and plants. *Ecography*, 36(6), 649-656.

Goncalves, PR & Oliveira, JA (2014). An integrative appraisal of the diversification in the Atlantic forest genus *Delomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) with the description of a new species. *Zootaxa*, 3760(1), 1-38.

Gonçalves, PR (2006). Diversificação dos roedores sigmodontíneos em formações alto-montanas da Mata Atlântica. *Tese de doutorado em Ciências Biológicas (Zoologia)*. Rio de Janeiro, RJ: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Gonçalves, PR, Christoff, AU, Machado, LF, Bonvicino, CR, Peters, FB & Percequillo, AR (2020). Unraveling deep branches of the Sigmodontinae tree (Rodentia: Cricetidae) in eastern South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 27(1), 139-160.

Gonçalves, PR, Myers, P, Vilela, JF & de Oliveira, JA (2007). Systematics of species of the genus *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) in southeastern Brazil and implications for the biogeography of the campos de altitude. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 197, 1-24.

González, EM (2000). Un nuevo genero de roedor sigmodontino de Argentina y Brasil (Mammalia: Rodentia: Sigmodontinae). *Comunicaciones zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 12(195), 1-12.

Graham, CH, Carnaval, AC, Cadena, CD, Zamudio, KR, Roberts, TE, Parra, JL, ... & Sanders, NJ (2014). The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37(8), 711-719.

Grinnell, J (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433.

Hair, JF, Black, WC, Babin, BJ & Anderson, RE (2009). *Multivariate Data Analysis* 7th Edition Pearson Prentice Hall.

Hamilton, LS, Juvik, JO, Scatena, FN (1995). The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. In *Tropical montane cloud forests* (L.S. Hamilton, J.O. Juvik & F.N. Scatena, eds). Springer Verlag, New York, p. 1-23.

Hardin, G (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292–1297.

Henry, P, Sim, Z, & Russello, MA (2012). Genetic evidence for restricted dispersal along continuous altitudinal gradients in a climate change-sensitive mammal: the American pika. *Plos One*, 7(6), e39077.

Hewitt, G (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907-913.

Hijmans, RJ, Cameron, SE, Parra, JL, Jones, PG & Jarvis, A (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965– 1978.

Hijmans, RJ, Phillips, S, Leathwick, J, Elith, J & Hijmans, MRJ (2017). Package ‘dismo’. *Circles*, 9(1), 1-68.

Hirzel, AH, Le Lay, G, Helfer, V, Randin, C & Guisan, A (2006). Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, 199(2), 142-152.

Hoffmann, D, Vasconcelos, MFD & Martins, RP (2015). How climate change can affect the distribution range and conservation status of an endemic bird from the highlands of eastern Brazil: the case of the Gray-backed Tachuri, *Polystictus superciliaris* (Aves, Tyrannidae). *Biota Neotropica*, 15(2), e20130075.

Hollenbeck, EC & Sax, DF (2021). Novel biogeographic patterns across latitudinal and elevational gradients: A case study with tropical montane epiphytes lends insights to conservation. *Journal of Biogeography*, 00:1-12.

ICMBio (2013). Aplicação de Critérios e Categorias da UICN na Avaliação da Fauna Brasileira: Volume II.

ICMBio (2018). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume I / 1. ed. Brasília, DF: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade/ Ministério do Meio Ambiente, 2018.

IPCC (2013). Climate Change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY: Cambridge University Press.

IUCN (2012). *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*, 2nd ed. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.

Jones, PD & Mann, ME (2004). Climate over past millennia. *Reviews of Geophysics*, 42(2),1-42.

Kass, JM, Meenan, SI, Tinoco, N, Burneo, SF, & Anderson, RP (2021). Improving area of occupancy estimates for parapatric species using distribution models and support vector machines. *Ecological Applications*, 31(1), e02228.

Khaliq, I, Hof, C, Prinzinger, R, Böhning-Gaese, K & Pfenninger, M (2014). Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1789), 20141097.

Khelifa, R, Zebsa, R, Moussaoui, A, Kahalerras, A, Bensouilah, S & Mahdjoub, H (2013). Niche partitioning in three sympatric congeneric species of dragonfly, *Orthetrum chrysostigma*, *O. coerulescens anceps*, and *O. nitidinerve*: The importance of microhabitat. *Journal of Insect Science*, 13(1), 71.

Körner, C (2007). O uso de 'altitude' na pesquisa ecológica. *Tendências em ecologia e evolução*, 22 (11), 569-574.

La Sorte, FA & Jetz, W (2010). Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1699), 3401-3410.

Lara, MC, Geise, L & Schneider, CJ (2005). Diversification of small mammals in the Atlantic forest of Brazil: testing the alternatives. In *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography* (a celebration of the career of James L. Patton), pp. 311-353. (Eds E. A. Lacey and P. Myers). Berkeley: University of California Press.

Leite, YLR, Costa, LP, Loss, AC, Rocha, RG, Batalha-Filho, H, Bastos, AC, Quaresma, VS, Fagundes, V, Paresque, R, Passamani, M & Pardini, R (2016). Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 1008-1013.

- Li, Y, Li, M, Li, C & Liu, Z (2020). Optimized maxent model predictions of climate change impacts on the suitable distribution of *Cunninghamia lanceolata* in China. *Forests*, 11(3), 302.
- Lomolino, MV (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 3-13.
- Lomolino, MV, Riddle, BR, Whittaker, RJ, & Brown, JH (2010). *Biogeography*, 4th ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Mallet, J, Meyer, A, Nosil, P & Feder, JL (2009). Space, sympatry, and speciation. *Journal Evolutionary Biology*. 22(11):2332-2341.
- Mamantov, MA, Gibson-Reinemer, DK, Linck, EB & Sheldon, KS (2021). Climate-driven range shifts of montane species vary with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 30(4), 784-794.
- Morales, NS, Fernández, IC & Baca-González, V (2017). MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, 5, e3093.
- Moss, RH, Edmonds, JA, Hibbard, KA, Manning, MR, Rose, SK, Van Vuuren, DP, ... & Meehl, GA (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463(7282), 747-756.
- Muscarella, R, Galante, PJ, Soley-Guardia, M, Boria, RA, Kass, JM, Uriarte, M & Anderson, RP (2014). ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198-1205.
- Naimi, B (2013). Usdm: Uncertainty analysis for species distribution models. Version 1.1-12. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/usdm/index.html>.
- Netto, AL & de Assis, RL (2015). Public policies for sustainability in mountain environments in Brazil. *Revista Produção e Desenvolvimento*, 1(2), 1-14.

- Nogués-Bravo, D, Araújo, MB, Errea, MP & Martinez-Rica, JP (2007). Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change*, 17(3-4), 420-428.
- Oliveira, JA & Bonvicino, CR (2002). A new species of sigmodontine rodent from the Atlantic forest of eastern Brazil. *Acta Theriologica*. 47(3), 307-322.
- Osgood, WH (1993) Two new rodents from Argentina. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, p. 11–14.
- Pardiñas, UF, Teta, P, D'elía, G & Galliari, C (2008). Redescoberta de *Juliomys pictipes* (Rodentia: Cricetidae) na Argentina: diagnóstico corrigido, distribuição geográfica e percepções sobre a estrutura genética. *Zootaxa* 1758: 29-44.
- Patton, JL, Pardiñas, UFJ & D'Elía, G (2015). Mammals of South America. Volume II. *The University of Chicago: The University of Chicago Press*.
- Pavan, SE & Leite, YLR (2011). Morphological diagnosis and geographic distribution of Atlantic Forest red-rumped mice of the genus *Juliomys* (Rodentia: Sigmodontinae). *Zoologia* 28 (5), 663–672.
- Pearson, RG, Raxworthy, CJ, Nakamura, M & Townsend Peterson, A (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*, 34(1), 102-117.
- Peterson, AT, Soberón, J, Pearson, RG, Anderson, RP, Martínez-Meyer, E, Nakamura, M & Araújo, MB (2011). *Ecological niches and geographic distributions* (MPB-49) Vol. 49. Princeton University Press.
- Phillips, SJ, Anderson, RP & Schapire, RE (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259.
- Phillips, SJ, Dudík, M, Elith, J, Graham, CH, Lehmann, A, Leathwick, J & Ferrier, S (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19(1), 181-197.

- Porreca, AP, Hintz, WD, Coulter, DP & Garvey, JE (2017). Subtle physiological and morphological differences explain ecological success of sympatric congeners. *Ecosphere*, 8(10), e01988.
- Power, MJ, Marlon, J, Ortiz, N, Bartlein, PJ, Harrison, SP, Mayle, FE & Mooney, S (2008). Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics*, 30 (7-8), 887-907.
- Prevedello, JA, Forero - Medina, G & Vieira, MV (2010). Comportamento de movimento dentro e além das faixas perceptuais em três pequenos mamíferos: efeitos do tipo de matriz e massa corporal. *Journal of Animal Ecology*, 79 (6), 1315-1323.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R version 3.6. 0.
- Rezende, CL, Scarano, FR, Assad, ED, Joly, CA, Metzger, JP, Strassburg, BBN & Mittermeier, RA (2018). From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(4), 208-214.
- Ribeiro, MC, Martensen, AC, Metzger, JP, Tabarelli, M, Scarano, F & Fortin, MJ (2011). The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In *Biodiversity hotspots* (pp. 405-434). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Rickart, EA (2001). Elevational diversity gradients, biogeography, and the structure of montane mammal communities in the intermountain region of North America. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 77-100.
- Roberts, DL, Taylor L & Joppa, LN (2016). Threatened or data deficient: assessing the conservation status of poorly known species. *Diversity and Distributions*, 22, 558–565.
- Root, T (1988). Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *Journal of Biogeography*, 15(3), 489–505.
- Rubidge, EM, Monahan, WB, Parra, JL, Cameron, SE & Brashares, JS (2011). The role of climate, habitat, and species co-occurrence as drivers of change in small mammal distributions over the past century. *Global Change Biology*, 17(2), 696-708.

Ruddiman, WF (2008). *Earth's Climate: Past and Future*. W. H. Freeman and Company, New York.

Salazar LF, Nobre CA & Oyama MD (2007). Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters* 34, L09708.

Sandoval-Castillo, J, Gates, K, Brauer, CJ, Smith, S, Bernatchez, L & Beheregaray, LB (2020). Adaptation of plasticity to projected maximum temperatures and across climatically defined bioregions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(29), 17112-17121.

Santos, MJ, Smith, AB, Thorne, JH & Moritz, C (2017). The relative influence of change in habitat and climate on elevation range limits in small mammals in Yosemite National Park, California, USA. *Climate Change Responses*, 4(1), 1-12.

Santos, MJ, Thorne, JH & Moritz, C (2015). Synchronicity in elevation range shifts among small mammals and vegetation over the last century is stronger for omnivores. *Ecography*, 38(6), 556-568.

Sarti, PT (2016). Contribuições à sistemática e distribuição preditiva dos roedores *Juliomys* (Cridetidae, Sigmodontinae). *Tese de doutorado em Biologia*. Rio de Janeiro, RJ: Universidade do Vale do Rio dos Sinos.

Schatz, AM., Kramer, AM & Drake, JM (2017). Accuracy of climate-based forecasts of pathogen spread. *Royal Society Open Science*, 4(3), 160975.

Schloss, CA, Nuñez, TA & Lawler, JJ (2012). Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(22), 8606-8611.

Schoener, TW (1968). The Anolis lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49, 704-726.

Sun, Y, Solomon, S, Dai, A & Portmann, RW (2007). How often will it rain? *Journal of Climate*, 20(19), 4801-4818.

- Syfert, MM, Joppa, L, Smith, MJ, Coomes, DA, Bachman, SP & Brummitt, NA (2014). Using species distribution models to inform IUCN Red List assessments. *Biological Conservation*, 177, 174-184.
- Valavi, R, Elith, J, Lahoz-Monfort, JJ & Guillera-Arroita, G (2019). Block CV: An r package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 225-232.
- Vale, MM, Arias, PA, Ortega, G, Cardoso, M, Oliveira, BF, Loyola, R & Scarano, FR (2021). Climate change and biodiversity in the Atlantic Forest: best climatic models, predicted changes and impacts, and adaptation options. In *the Atlantic Forest* (pp. 253-267). Springer, Cham.
- Vale, MM, Souza, TV, Alves, MAS & Crouzeilles, R (2018). Planning protected areas network that are relevant today and under future climate change is possible: the case of Atlantic Forest endemic birds. *PeerJ*, 6, e4689.
- Veloso, HP, Rangel-Filho, ALR & Lima, JCA (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Warren, DL, Glor, RE & Turelli, M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868-2883.
- Wilson, DE, Lacher, TEJ & Mittermeier, RA (2017) Handbook of the Mammals of the World. Volume 7. Rodents II. *Lynx Edicions*, Barcelona.
- Wilson, DS, & Yoshimura, J (1994). On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist*, 144(4), 692-707.
- Yin, L, Fu, R, Shevliakova, E & Dickinson, RE (2013). How well can CMIP5 simulate precipitation and its controlling processes over tropical South America? *Climate Dynamics*, 41(11-12), 3127-3143.

MATERIAL SUPLEMENTAR

TABELAS

Tabela S1: Valores médios de AUC (area under the curve), CBI (continuous Boyce index) e TSS (true skill statistics) e limiar (threshold) da adequabilidade dos modelos gerados para distribuição atual das espécies.

Espécie	AUC médio (±SD)	CBI médio (±SD)	TSS médio (±SD)	Limite de adequabilidade (10º percentil)
<i>Juliomys ossitenuis</i>	0.80 ± 0.01	0.081± 0.07	0.40± 0.03	0.30± 0.05
<i>Juliomys pictipes</i>	0.83 ± 0.02	0.95± 0.01	0.47± 0.07	0.22± 0.09

Tabela S2: Valores de área de adequabilidade para os modelos de *Juliomys ossitenuis* e *Juliomys pictipes* em km² seguido da porcentagem de perda ou ganho de área. Cenários climáticos: a UGM (Último Glacial Máximo, 21.000 anos atrás). HM (Holoceno Médio, 6.000 anos atrás). Presente (1960-1990). Futuro para o ano de 2050 (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP8.5). Futuro para o ano de 2070 (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 8.5).

<i>Juliomys ossitenuis</i>				RCP 2.6		RCP 4.5		RCP 8.5	
Período	UGM	HM	Presente	2050	2070	2050	2070	2050	2070
Área (km²)	811.681,26	251.043,52	292.334,36	176.831,41	183.516,8	175.537,12	129.891,32	127.634,27	85.745,79
% perda e ganho	-	- 69,70%	+ 16,44%	- 39,51%	+ 3,78%	- 39,95%	- 26,00%	- 56,33%	- 32,81%
Área (km²) > 800 m	-	-	186.264.62	125.301.90	129.504.10	111.472,41	91.125,80	100.404,34	61.733,87
% perda e ganho	-	-	-	- 32,76%	+3,25%	- 40,16%	- 18,26%	-46,1%	-38,52%
<i>Juliomys pictipes</i>				Rcp 2.6		Rcp 4.5		Rcp 8.5	
Período	UGM	HM	Presente	2050	2070	2050	2070	2050	2070
Área (Km²)	965.691,09	774.140,67	469.108,31	349.435,16	403.197,68	350.465,99	282.154,21	357.970,04	231.199,7
% perda e ganho	-	- 19,83%	- 39,49 %	-25,51%	+ 15,38%	- 25,29%	-19,49%	-23,69%	-40,44%

FIGURAS

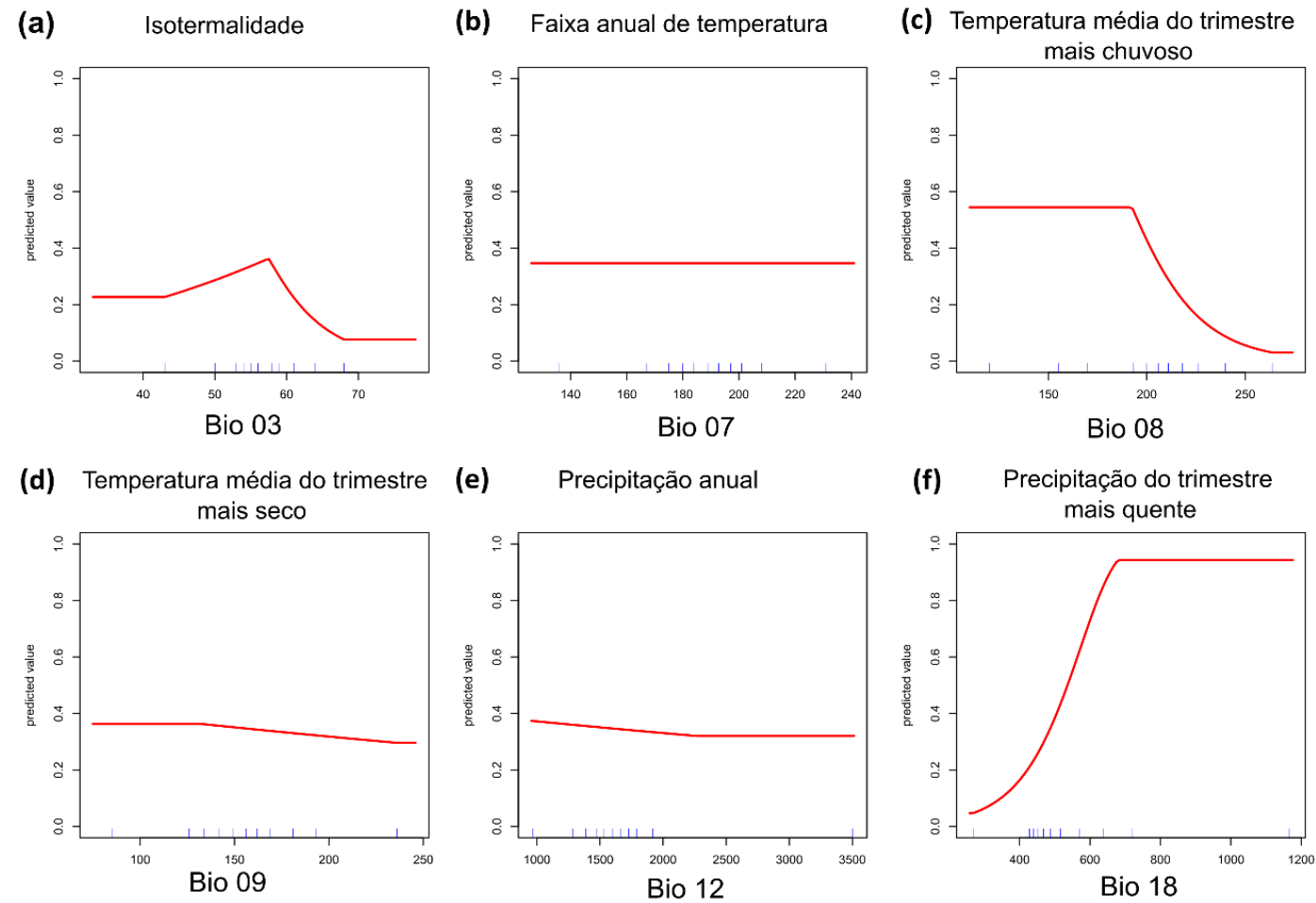


Figura S1: Curvas de respostas das variáveis utilizadas na calibração do modelo de adequabilidade climática de *Juliomys ossitenuis*.

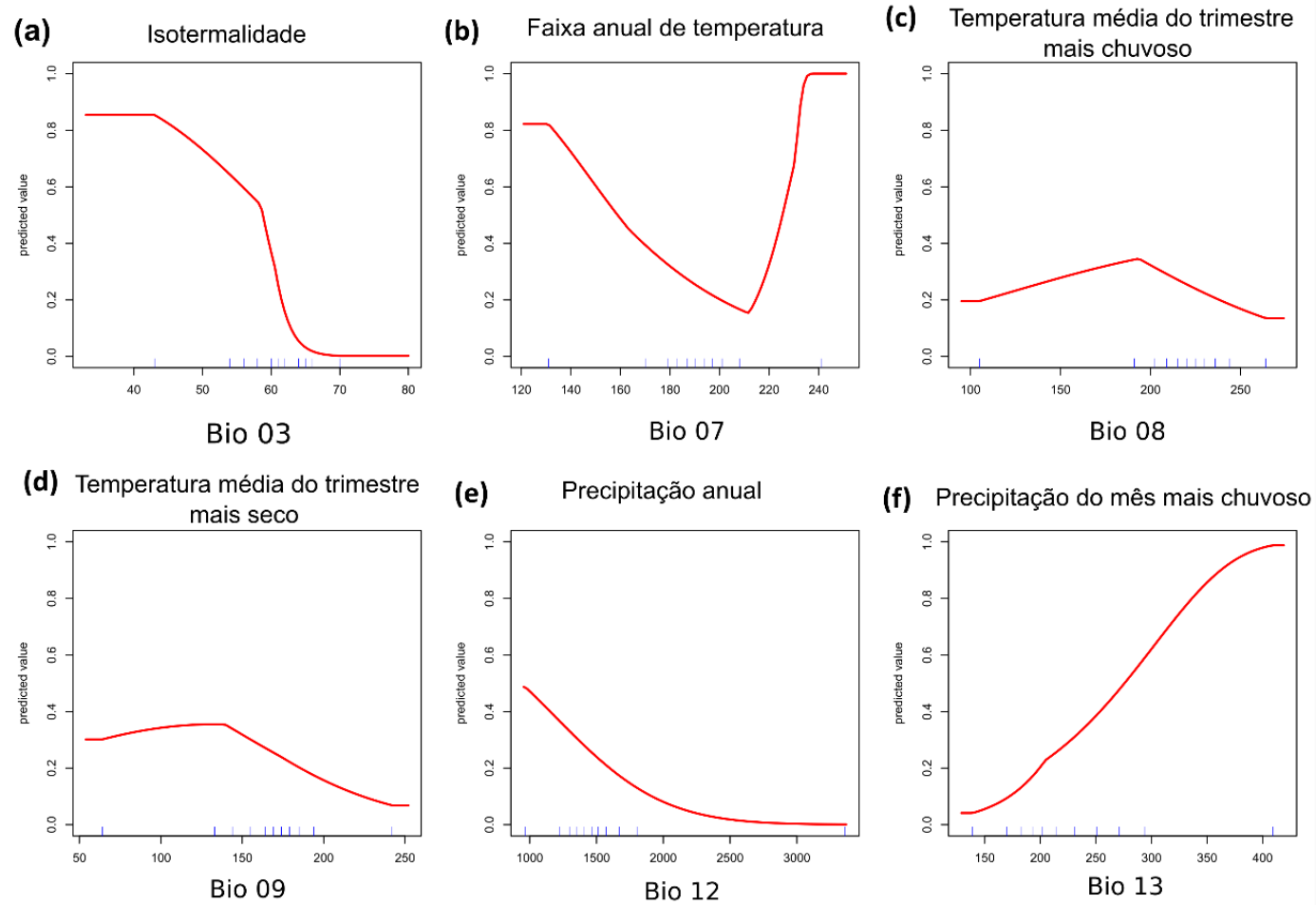


Figura S2: Curvas de respostas das variáveis utilizadas na calibração do modelo de adequabilidade climática de *Juliomys pictipes*.

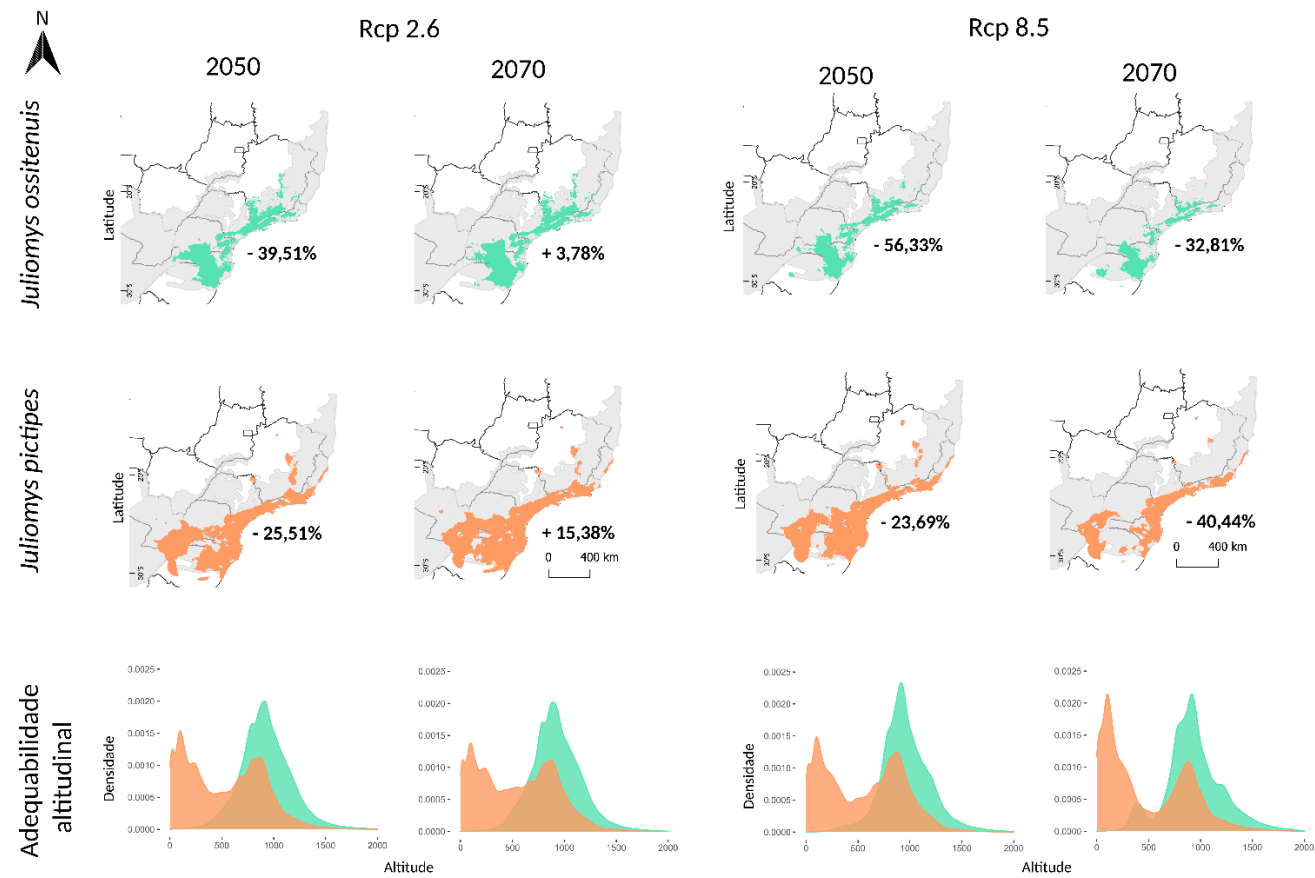


Figura S3: Mapas de adequabilidade climática e gráficos de adequabilidade altitudinal para *Juliomys ossitenius* (em verde) e *Juliomys pictipes* (em laranja) para os anos de 2050 e 2070 em dois cenários de aquecimento global: RCP 2.6 e RCP 8.5. Em cinza áreas de inadequação e porcentagens indicando a proporção de ganho ou perda de área adequada em relação ao período anterior.