



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA – CAMPUS IV LITORAL NORTE
CENTRO DE CIÊNCIAS APLICADAS E EDUCAÇÃO
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MONITORAMENTO AMBIENTAL

A large, faded watermark of the UFPB logo is centered in the background of the page. It features the same shield, torches, and banner as the top logo, but in a light gray color.

**RELAÇÃO ENTRE OS COMPONENTES DA BIODIVERSIDADE:
DIVERSIDADE FILOGENÉTICA, FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE
TAXOCENOSES DE LAGARTOS DO CERRADO BRASILEIRO**

GABRIELA MARQUES PEIXOTO

Rio tinto,
Maio, 2014.



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA – CAMPUS IV LITORAL NORTE

GABRIELA MARQUES PEIXOTO

**RELAÇÃO ENTRE OS COMPONENTES DA BIODIVERSIDADE:
DIVERSIDADE FILOGENÉTICA, FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE
TAXOCENOSES DE LAGARTOS DO CERRADO BRASILEIRO**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Monitoramento Ambiental
como parte dos requisitos para obtenção
do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo H. Calazans Vieira

Coorientador: Prof. Dr. Gabriel Correa Costa

Rio Tinto
Maio, 2014.

R 382r Peixoto, Gabriela Marques.

Relação entre os componentes da biodiversidade:
diversidade filogenética, funcional e taxonômica de
taxocenoses de lagartos do cerrado brasileiro /
Gabriela Marques Peixoto. - João Pessoa, 2014.
70 f.

Orientação: Gustavo H Calazans Vieira.
Dissertação (Mestrado) - UFPB/CCAR.

1. Diversidade funcional. 2. Diversidade filogenética.
3. Répteis. I. Vieira, Gustavo H Calazans. II. Título.

UFPB/BC



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA – CAMPUS IV LITORAL NORTE
CENTRO DE CIÊNCIAS APLICADAS E EDUCAÇÃO
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MONITORAMENTO AMBIENTAL

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Relação entre os componentes da biodiversidade: diversidade filogenética, funcional e taxonômica de taxocenoses de lagartos do Cerrado brasileiro.

GABRIELA MARQUES PEIXOTO

ORIENTADOR: Prof. Dr. Gustavo H. Calazans Vieira

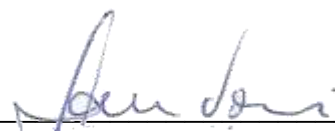
Aprovada em: 02/05/2014

BANCA EXAMINADORA:


Prof. Gustavo H. C. Vieira
DSE/CCEN/UFPB

A cópia ou qualquer tipo de uso desta assinatura e/ou carimbo é expressamente proibida.
The copy or any kind of use of this signature and/or stamp is explicitly forbidden

Dr. Gustavo Henrique Calazans Vieira – Presidente
(CCEN/PPGEMA- UFPB)


Dr.ª. Jane Enisa Ribeiro Torelli – Membro Externo
(CCEN- UFPB)

Dr. Frederico G. Rodrigues França – Membro Interno
(PPGEMA- UFPB)

Dedico este trabalho
aos meus pais Luiz e
Tânia, e meu Filho
Daniel Marques Dias.

AGRADECIMENTOS

Dirijo os meus sinceros agradecimentos...

Ao Prof. Dr. Gustavo Henrique Calazans Vieira pela orientação, por ter confiado e dado à oportunidade da realização de um sonho.

Ao professor Dr. Gabriel Costa pela orientação e sugestões, que foram de grande importância para a realização deste trabalho.

Aos professores Dr. Daniel Mesquita e Dr. Guarino Colli, pelos dados e informações gentilmente disponibilizados.

Aos Meus pais, Tânia Marques Peixoto e Luiz Manguiera Peixoto, pelo incentivo e valores que passarei adiante. Obrigada por todo esforço para que continuasse meus caminhos acadêmicos.

Ao meu filho Daniel Marques Dias por cada demonstração de carinho. Não existe recompensa maior. Mamãe te ama muito!

Aos Meus familiares por sempre estarem torcendo em todas as minhas conquistas. Em especial aos meus Avós, Antônio Cabral e Martha Marques (em memória).

Aos meus amigos do laboratório de Ecologia Aquática (LABEA) da UFBP: Aninha, Aline, Fabiana, Marcolina, Ana Karla, Leonardo, Prof.^a Dra. Cristina Crispim, e especialmente a Dra. Jane Torelli que me abriu o caminho da pesquisa, contribuindo muito na minha formação.

Aos colegas de mestrado, Poliana, Marcelo, Matilde, Ribamar e em especial as amigas Isa, Ieda, Monique e Mariana, que estiveram presentes ao longo desta caminhada.

Aos meus amigos da graduação que ainda estão tão presentes em minha vida, Priscila, (Prima) Michele, Cínthia, Dani (amada), Jaqueline, Andressa, Rose e Paty. Muito abrigada por compartilhar boas risadas e lembranças.

Aos colegas de laboratório de herpetologia da UFPB-Campus I.

À Coleção Herpetológica da UnB (CHUNB) pelo acesso aos dados utilizados nesta pesquisa.

Aos Professores e ao Programa de pós-graduação em Ecologia e Monitoramento ambiental-UFPB,
Rio Tinto, PB.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

Muito obrigada!

“Porque cada um, independente das habilidades que tenha, ao menos uma vez na vida fez ou disse coisas muito acima da sua natureza e condições, e se a essas pessoas pudéssemos retirar do cotidiano pardo em que vão perdendo os contornos, ou elas a si próprias se retirassem de malhas e prisões, quantas mais maravilhas seriam capazes de obrar, que pedaços de conhecimentos profundos poderiam comunicar, porque cada um de nós sabe infinitamente mais do que julga e cada um dos outros infinitamente mais do que neles aceitamos reconhecer.”

(José Saramago, em “a Jangada de pedra”)



RELAÇÃO ENTRE OS COMPONENTES DA BIODIVERSIDADE: DIVERSIDADE FILOGENÉTICA, FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE TAXOCENOSES DE LAGARTOS DO CERRADO BRASILEIRO

Gabriela Marques Peixoto

Dissertação de mestrado em Ecologia e Monitoramento Ambiental

RESUMO

Medidas de diversidade filogenética e funcional são propostas como um caminho promissor para explicar o papel das interações entre as espécies e funcionamento dos ecossistemas. Neste estudo avaliamos como a estrutura funcional das distintas taxocenoses de lagartos do Cerrado brasileiro se relaciona com a diversidade taxonômica e filogenética. Para isto, recolhemos informações referentes a 5520 indivíduos de 50 espécies, em vinte sítios de amostragem, localizados tanto em Cerrado contínuo, quanto em enclaves de Savanas amazônicas. Estimamos a riqueza de espécies e a diversidade taxonômica através do índice de Simpson. A diversidade funcional foi obtida através de traços relacionados a morfometria e aspectos ecológicos de cada espécie. Já a diversidade filogenética foi baseada em filogenias recentes para os lagartos brasileiros. Nossos resultados revelaram que a diversidade filogenética e a riqueza de espécies foram relacionadas positivamente com a diversidade funcional, o que não ocorreu com o índice de diversidade taxonômica. A maioria dos traços funcionais foram conservados dentro das linhagens, e as taxocenoses foram estruturadas tanto de forma agregada (influência de filtros ambientais), quanto dispersas funcionalmente (similaridade limitante). Concluimos então, que a supressão de espécie de lagartos filogeneticamente distintas dentro das taxocenoses acarreta em perda de papel funcional, o que pode afetar diretamente os processos ecossistêmicos. E que dados referentes aos aspectos filogenéticos, ou a própria riqueza de espécies, podem ser bons substitutos para inferir acerca das informações funcionais que influenciam as regras de estruturação de taxocenoses de lagarto do Cerrado.

Palavras chave: Cerrado; diversidade funcional; diversidade filogenética; répteis; Savanas amazônicas.

RELATIONSHIP BETWEEN BIODIVERSITY COMPONENTS:
PHYLOGENETIC FUNCTIONAL AND TAXONOMIC DIVERSITY OF THE LIZARDS
ASSEMBLAGES IN BRAZILIAN CERRADO

Gabriela Marques Peixoto

Master dissertation in Ecology and Environmental Monitoring

ABSTRACT

Estimates of phylogenetic and functional diversity are proposed as a promising way of explaining the role of interactions between species and the functioning of ecosystems. In this study we evaluated how the functional structure of the different assemblages of Brazilian savannah lizards is related to taxonomic and phylogenetic diversity. For this, we evaluated information about 5520 individuals of 50 species, at twenty sampling sites, located in both continuous Cerrado and enclaves of Amazon Savannah. We estimate species richness and taxonomic diversity through the Simpson Index. The functional diversity was obtained through traits related to morphometry and ecological aspects of each species. Phylogenetic diversity was based on recent phylogenies for Brazilian lizards. Our results revealed that phylogenetic diversity and species richness were positively related to functional diversity, which did not occur with the index of taxonomic diversity. Most of the functional traits were conserved within the lineages, and assemblages were structured either in aggregate (influence of environmental filters) or functionally dispersed (limiting similarity). We conclude that suppression of species of phylogenetically distinct lizards within the assemblages leads to loss of functional role, which may directly affect ecosystem processes. And what data regarding the phylogenetic aspects, or the species richness itself, can be good substitutes to infer about the functional information that influences the assembly rules of Cerrado lizard assemblages.

Key words: Cerrado; functional diversity; phylogenetic diversity; reptiles; Amazon Savannahs.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.** Localização geográfica dos ambientes de Cerrado isolados e não isolados: Paracatu – MG; Alvorada do Norte – GO; São Domingos – GO; Dianópolis – TO; Mateiros – TO; Paranã – TO; Vilhena – RO; Pimenta Bueno – RO; Guajará – Mirim – RO; Humaitá – AM; Cachimbo/ Novo Progresso – PA; Serra dos Carajás/ Parauapebas – PA; Alter do Chão – PA; Monte Alegre – PA; Macapá – AP; Boa Vista –RR. 53
- Figura 2.** Relação entre os dois primeiros eixos gerados pela NMDS, resumizando as 20 taxocenoses em relação à ambientes de Cerrado isolado e não-isolado. Pontos pretos representam Cerrado isolado; pontos vermelhos representam Cerrado não-isolado..... 54
- Figura 3.** Ordenação direta da presença de espécies de lagartos em relação aos sítios de amostragem de Cerrado isolado e não isolado.....55
- Figura 4.** Árvore filogenética das espécies de lagartos, confeccionadas a partir da literatura recente para as taxocenoses do Cerrado. 56
- Figura 5.** Gráfico dos resultados referente a análise de Moran's (*I*) para sinal filogenético dos traços funcionais das espécies de lagartos de taxocenoses do Cerrado. Os traços morfométricos indicam: **lcor** = largura da cabeça; **acorp** = altura do corpo; **lcabec** = largura da cabeça; **acabe** = altura da cabeça; **ccabe** = comprimento da cabeça; **cmant** = comprimento do membro anterior; **cmpost** = comprimento do membro posterior; **croanal** = comprimento rostro cloacal.....57

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista das espécies de lagartos analisadas nas 20 taxocenoses de Cerrado avaliadas: 1- Áter do chão; 2- Alvorada; 3-Amapá; 4- Cachimbo; 5- Carajás; 6- Dianópolis; 7- Guajará-mirim solo rochoso; 8- Guajará-mirim solo arenoso; 9- Humaitá; 10- Jalapão; 11-Monte Alegre; 12- Paracatu; 13- Paranã; 14- Pimenta Bueno solo arenoso; 15- Pimenta floresta de transição; 16- Pimenta-latossolo; 17- Roraima; 18- São Domingos; 19- Vilhena latossolo; 20- Vilhena solo arenoso.....	46
Tabela 2. Localização das taxocenoses de lagartos do Cerrado, com suas identificações quanto ao tipo de habitats.....	49
Tabela 3. Valores dos índices de diversidade Funcional (FD), filogenética (PD), e taxonômica (TD) para os 20 sítios de amostragens no Bioma Cerrado.....	50
Tabela 4. Resultado do teste <i>t</i> -Student entre os componentes da biodiversidade das taxocenoses de lagartos dos ambientes de Cerrado isolado e não isolado.....	51
Tabela 5. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) entre os componentes da biodiversidade, e os ambientes de Cerrado isolados e não isolados como variável randômica, com explicação (R^2) de 90% da variância total do modelo. FD = diversidade funcional; PD = diversidade filogenética; TD = diversidade taxonômica.....	51
Tabela 6. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) entre os componentes da biodiversidade, e os ambientes isolados e não isolados como variável randômica, com explicação (R^2) de 79% da variância total do modelo. FD = diversidade funcional; SR = riqueza de espécies; TD = diversidade taxonômica.....	51
Tabela 7. Resultado da análise de Moran's (<i>I</i>) para o sinal filogenético dos traços funcionais das espécies de lagartos das 20 taxocenoses do Cerrado.....	52
Tabela 8. Resultados para o efeito padronizado de diversidade funcional (NRI) para as 20 taxocenoses de lagartos do Cerrado.....	52

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	VIII
RESUMO	IX
ABSTRACT	XII
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	XIII
LISTA DE TABELAS	XIV
SUMÁRIO.....	XV
INTRODUÇÃO GERAL	14
OBJETIVOS.....	26
OBJETIVO GERAL	26
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	26
ARTIGO ÚNICO	27
CONCLUSÕES.....	58
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos em ecologia de comunidade tem por principal objetivo a compreensão dos padrões de distribuições das assembleias (Angelini, 1999; Daly, 2004), e as relações existentes entre diversidade biológica e os ecossistemas (Díaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002). No entanto, apesar de toda gama de estudos referenciando o termo diversidade biológica, quando pensamos em sua definição nenhum consenso foi estabelecido, dando margem a inúmeras interpretações (Hurlbert, 1971; Martins & Santos, 1999; Ricotta, 2005), algumas intensamente criticadas, principalmente no que diz respeito aos aspectos relevantes à conservação de espécies (Sarkar, 2002).

Encontrar uma definição para diversidade biológica, que seja amplamente aceita, não é uma tarefa simples. Grande parte das definições existentes na literatura, e que são amplamente aceitas por pesquisadores, ambientalistas e leigos, faz referência aos três grandes componentes da diversidade: genomas, espécies e ecossistemas (Fitzhugh, 2013). No entanto, outra dimensão adicional pode ser sugerida, desta vez interligando a composição, estrutura e função (Noss, 1990). Partindo desta linha de interpretação, Ricklefs (2010), propôs uma definição que abrangeria todas as dimensões, sugerindo que a diversidade de espécies refere-se à variação entre organismos e os sistemas ecológicos em todos os níveis, e isto incluiria a variação genética de populações, aspectos morfológicos e funcionais das espécies, além de incluir os processos ecossistêmicos que estruturam os biomas.

De modo mais restritivo, o termo diversidade biológico vem sendo usado como um sinônimo para riqueza de espécies, que por sua vez, faz referência apenas ao número de espécies presente numa determinada área (Magurran, 2004). Nesta perspectiva, quantificar a diversidade biológica de uma determinada área requer o desprendimento de um elevado esforço

amostral, já que pouco provavelmente conseguimos amostrar todos os indivíduos presentes nas comunidades (Magurran, 2004). Para isso, são usados alguns artifícios como, curva de coletores e estimadores de riqueza, ou comumente chamados as medidas de riqueza (e.x. Jackknife, Chao, Bootstrap, ou os índices de Margalef e Menhinick) (Magurran, 2004), que permitem fazer uma estimativa real da riqueza a partir dos dados coletados *in situ*. Entretanto, esta estimativa baseada apenas na riqueza de espécies pode gerar resultados equivocados, se considerarmos que tanto espécies raras, quanto as que aparecem com maiores abundâncias dentro das comunidades vão ter igualdade de peso nestas estimativas (Cianciaruso *et al.* 2009). De fato, outros índices são capazes de descrever a diversidade de forma a contemplar maiores dimensões, ao levar em consideração não apenas a riqueza de espécies numa dada comunidade, mais a equitabilidade, ou uniformidade da ocorrência das espécies num determinado local (Melo *et al.* 2008).

A primeira tentativa de expressar matematicamente a diversidade foi proposta por Fisher *et al.* (1943), utilizando dados sobre borboletas e outros insetos, ele propôs que a distribuição do número de indivíduos da espécie menos abundante até a espécie mais abundante poderia ser descrita por uma série logarítmica, o conhecido parâmetro α (alfa), e a equação que descreve essa curva foi proposta como uma medida de diversidade (Martins & Santos, 1999). Por sua vez, Simpson (1949) afirmou que o índice de diversidade α de Fisher seria uma medida do grau de concentração dos indivíduos num dado grupo, deste modo, propôs um índice de concentração que poderia ser usado para comparar diferentes comunidades de modo independente do modelo de distribuição de abundância, sem a influência do tamanho da amostra, desde que ela fosse finita e constituída por dois ou mais indivíduos. Este índice indica a probabilidade de dois indivíduos retirados ao acaso da comunidade pertencerem a espécies diferentes, e se tornou bastante difundido na literatura (Melo, 2008). Outro índice de diversidade que foi intensamente empregado nas pesquisas ecológicas, por ser considerado um

índice simples de se calcular (Magurran, 2004), foi proposto por Shannon (1948), e tem por base o maior peso para a ocorrência de espécies raras, sendo seu cálculo derivado da Teoria da Informação, semelhantemente ao índice de Brillouin, não tão utilizado e difundido quanto o índice de Shannon.

Por volta dos anos 70, praticamente todos os estudos eram feitos utilizando os índices de Shannon ou Simpson (Magurran, 2004), no entanto, diferentes combinações de riqueza de espécies e equitabilidade, em comunidades distintas, podem gerar exatamente o mesmo valor de diversidade (Hurlbert, 1971; Melo, 2008; Mendes *et al.* 2008), o que torna estes índices pouco informativos. Além disto, tais métricas não são capazes de esclarecer ou fornecer pistas dos diferentes processos atuantes, e que levam a diversidade dentro das comunidades (Díaz & Cabido, 2001; Petchey *et al.* 2004; Ciacciaruso, 2009).

Medidas de diversidade de espécies frequentemente vêm sendo usada para comparar padrões, sejam locais ou regionais ao longo do tempo, principalmente nos aspectos ligados à conservação (Fitzhugh, 2013). Tendo em vista todas as críticas acerca dos índices de diversidade tradicionais (Hurlbert, 1971; Gotelli & Graves, 1996), novas perspectivas analíticas vêm surgindo, capazes de garantir uma melhor predição acerca do funcionamento das comunidades, e incorporar aspectos particulares dos indivíduos.

Diversidade funcional: uma alternativa para a conservação.

Apesar das inúmeras definições existentes, podemos considerar o conceito para espécies como sendo um conjunto de indivíduos que possuem características fenotípicas e comportamentais que determinam quando, onde podem existir, e como acontecem as interações com os indivíduos de outras espécies (McGill, *et al.* 2006). À medida que se perde espécies, o funcionamento dos ecossistemas é afetado, isso nos remete a pensar que uma alta

biodiversidade poderia ser crucial para a estruturação dos diversos ecossistemas, e sua supressão consequentemente um prejuízo ao funcionamento (Petchey & Gaston, 2002; Cadotte *et al.* 2008).

Noss (1990) distinguiu explicitamente aspectos funcionais a partir de aspectos estruturais da biodiversidade, ao traçar um limiar entre estrutura e o significado de uma abordagem de função dentro de uma comunidade.

“[...] Estrutura é a organização física ou padrão de um sistema, da complexidade de um habitat como medida dentro das comunidades, padrões em manchas e outros elementos. Função envolve processos ecológicos e evolutivos, incluindo o fluxo gênico, perturbação e ciclagem dos nutrientes”.

(Noss, 1990, p357).

As variações das características, ou *traits* dos indivíduos podem ser afetadas por fatores genéticos e ambientais, o que podem afetar diretamente a saúde dos organismos, por sua vez, influenciar o sucesso de forrageamento, habilidade de fuga, o sucesso reprodutivo, dentre outros aspectos (Dobson & Michener, 1995; Mas *et al.* 2007; Diaz *et al.* 2013). Em teoria, as diferenças nas características dos indivíduos determinam como os mesmos vão utilizar os recursos. O aumento da eficiência na utilização de recursos pelos indivíduos em ambientes heterogêneos, por sua vez, acarreta no aumento da função do ecossistema (Diaz & Cabido, 2001). Além disso, já foram evidenciadas que comunidades com diversidade funcional elevada são mais resistentes às invasões por espécies exóticas, e que os traços funcionais das espécies em particular podem influenciar o sucesso desta invasão (Symstad, 2000). Por isso, manter o funcionamento das comunidades não depende apenas do número de espécies, mas destes caracteres funcionais ali presentes (Hooper & Vitousek, 1997).

A prática de agrupamento das espécies levando em conta seus aspectos funcionais não é algo novo dentro da ecologia de comunidades (Glasser, 1983; Polis & Strong, 1996, Tilman, 2001). No entanto, novas formas de mensurar estas características funcionais vêm sendo propostas (Petchey & Gaston, 2002). Medir esta diversidade funcional denota medir os traços funcionais (Diaz & Cabido, 2001; Tilman, 2001; Hooper *et al.* 2005; Cianciaruso *et al.* 2009), ao avaliar as associações das espécies, suas atividades, e interações que garantam a manutenção e existência dos processos dentro dos ecossistemas (Hooper *et al.* 2005). Estes atributos funcionais podem ser qualitativos ou quantitativos, e abranger aspectos físicos, bioquímicos, comportamentais ou fenológico das espécies (Cadotte, 2011).

Steele (1997) definiu diversidade funcional como sendo “A variação das diferentes respostas às mudanças bióticas frente às mudanças ambientais”, sugerindo muita conexão entre as respostas ocasionadas por mudanças ambientais e interações com os processos ecológicos. Seguindo a mesma linha, Tilman, (2001) propôs uma definição bastante aceita e citada na literatura, definido a Diversidade Funcional como sendo “O valor e a variação das características funcionais das espécies que influenciam o funcionamento das comunidades”. Estas abordagens funcionais se tornaram comuns, e bastante citada entre os ecologistas (Petchey & Gaston, 2002), e uma chave para o entendimento à respeito da estabilidade, aquisição de recursos, ciclagem de nutrientes, e produtividade nas comunidades (Mason *et al.* 2003; Petchey & Gaston 2006). Segundo Cianciaruso *et al.* (2009) a diversidade funcional pode nos ajudar a esclarecer estes processos ecossistêmicos, pois é um conceito que liga organismos e comunidades através de mecanismos como complementaridade no uso de recursos e facilitação (Petchey & Gaston, 2006), o que torna o uso desta abordagem um meio de investigar diferentes padrões de estruturação das assembleias, ou mesmo sobre a teoria neutra (ver Hubbell, 2001).

O número crescente de métodos descritos para o cálculo da Diversidade Funcional presentes na literatura (Mason *et al.* 2003, 2005; Botta-Dukat, 2005; Ricotta, 2005; Petchey & Gaston, 2006; de Bello *et al.* 2011), nos remete a acreditar que tais medidas têm se consolidando dentro da ecologia de comunidades, abrindo um leque de possibilidades e abordagens que capturem de melhor forma a funcionalidade das diferentes linhagens dentro das comunidades.

As medidas de diversidade podem ser clasificadas em categóricas e contínuas (Cianciaruso *et al.* 2009), sendo as categóricas baseando-se no agrupamento dos indivíduos de acordo com suas características funcionais, ou grupos funcionais, sendo conhecida como Riqueza de grupos funcionais (Díaz & Cabido, 2001). Este agrupamento acontece de forma arbitrária, o que limita sua predição, pois as inclusões dos indivíduos em seus determinados grupos, por vezes, partem do pressuposto que todos os seus membros possuem características funcionais semelhantes (redundantes), e que membros de outros grupos são tidos como completamente diferentes, o que pode gerar resultados equivocados (Petchey & Gaston, 2006). As medidas contínuas, por sua vez, vêm trazendo novas perspectivas de mensurar a funcionalidade dos indivíduos, através de artefatos matemáticos.

Uma das primeiras tentativas de quantificar a diversidade funcional ficou conhecida pela sigla FAD ou *functional attribute diversity*, elaborada por Walker *et al.* (1999), logo em seguida, surgiram outras como a entropia quadrática de Rao (Rao, 1982; Botta-Dukát, 2005), que vem com alta aceitação, e se configura como um bom candidato para a mensuração do índice de diversidade funcional. No entanto, outra forma de quantificar a diversidade funcional vem ganhando destaque na literatura. A *Functional diversity* ou simplesmente *FD*, é considerada uma medida relativamente simples, que consiste na construção de uma matriz utilizando dados das espécies e seus atributos funcionais (detalhes em Petchey & Gaston, 2002).

Outras medidas vêm sendo proposta como a *FRic* ou riqueza funcional; *FDiv* ou divergência funcional (Villéger *et al.* 2008), e as medidas que incorporem os componentes espaciais sejam padrões locais (α), regionais (γ), ou entre comunidade (β), e tem se consolidado como abordagens eficientes dentro do conceito de funcionamento das comunidades (Anderson, 2006). Pavoine *et al.* (2004, 2005), e Ricotta (2005) propuseram subdividir a FD, com o índice de Rao, em diferentes componentes espaciais, através de artefatos matemáticos, eles formularam o cálculo do β (entre-comunidades), e G (regional), semelhante à abordagem do aditivo de Whittaker (Veech *et al.* 2002). Isto permite que a Diversidade Funcional total seja calculada de uma maneira análoga à ANOVA, possibilitando comparar simultaneamente os vários componentes da diversidade (e.g. genética, filogenética e taxonômica), a depender, no entanto das informação usada para definir esta diversidade entre as espécies (Bello *et al.* 2011). Villéger *et al.* (2008), por sua vez, propôs um índice conhecido pela sigla *FDis*, considerado como a distância média ponderada num espaço multidimensional das características de cada espécie para o centroide de todas as espécies em um dendograma funcional, com pesos que correspondem à relação de abundâncias das espécies, e vem sendo destacada como uma alternativa para os índices de diversidade funcional (Laliberté & Legendre, 2010).

Recentemente, uma mudança de paradigma começou a ser discutido pelos pesquisadores, avaliando a importância de se incluir variação intraespecífica nas abordagens de diversidade funcional (de Bello *et al.* 2010). Estas perspectivas são derivadas da idéia de que muitos traços funcionais, e que são responsáveis por influenciar diretamente o funcionamento dos ecossistemas, podem variar tanto interespecíficas, quanto intraespecífica (Albert *et al.* 2011). Seguindo esta idéia, Cianciaruso *et al.* (2009) propôs um novo índice, o chamado *iFD*, permitindo assim incluir a variação intraespecífica dentro das comunidades, já que as variações dos traços tem forte influência sobre a competição, coexistência das espécies, ciclagem de nutrientes (Madritch & Hunter, 2003), resistência a perturbações (Reusch *et al.* 2005), e

produtividade (Norberg *et al.* 2001). Comumente, o uso destas diferentes medidas de diversidade funcional precisa considerar os objetivos dos estudos, seja identificar a influência da biodiversidade sobre o funcionamento do ecossistema, ou a explicação dos processos que regem os padrões de biodiversidade locais e regionais (Sobral & Cianciaruso, 2011).

Estudos que mostram o efeito de extinção de espécies na diversidade funcional, revelam que as comunidades geralmente contêm redundância limitada (Petchey & Gaston, 2002), o que nos remete a imaginar que processos aleatórios de extinções afetaria a diversidade funcional. Deste modo, estratégias eficazes para a conservação e restauração da biodiversidade são aqueles que priorizam a função do ecossistema, ou estabilidade, e que focam em aspectos ligados a diversidade funcional (Cadotte *et al.* 2011). Estas estratégias , no entanto, exigem não só a inclusão de espécies individuais, ou suas funções, mas também à interação entre os aspectos filogenéticos e históricos das espécies ou linhagens (Brooks *et al.* 2006; Lee & Jetz , 2008).

História evolutiva e medidas de diversidade filogenética

Ao se falar em evolução, não podemos deixar de citar Charles Robert Darwin e sua polêmica publicação ‘‘A Origem das Espécies’’, de 1859, que pela primeira vez anunciou a teoria de evolução por selecção natural. Para Darwin as espécies estariam relacionadas entre si, partilhando de ancestrais em comum.

“[...] All living things have much in common, in their chemical composition, their germinal vesicles, their cellular structure, and their laws of growth and reproduction....Therefore I should infer...that probably all the organic beings which have ever lived on this earth have

descended from someone primordial form, into which life was first breathed.” (Darwin, 1859, p. 484).

No entanto, as informações propostas por Darwin, não abordavam aspectos genéticos necessários para explicar o surgimento de novas características em descendentes, estas informações foram posteriormente fornecida pelo trabalho pioneiro em genética de Gregor Mendel de 1866 (Watson, 2005). Desde o estabelecimento dos princípios fundamentais da teoria da evolução, a ciência vem se prontificando na determinação de história de vida dos descendentes, pautados na idéia de que todos os organismos evoluíram através do princípio evolutivo central de descendência com modificação (Wiley & Lieberman, 2011). Esta história genealógica, e a representação hipotéticas das relações entre ancestrais e descendentes das espécies são o que atualmente chamamos de filogenia.

Durante as décadas de 50 e 60 o entomólogo alemão Willi Hennig propôs um método aliando objetividade e perspectiva evolutiva, o que revolucionou o campo da sistemática, principalmente por não se apoiar em arbitrariedades e hipóteses não testáveis, conhecida como cladística ou sistemática filogenética (Santos & Calor, 2008). Para Hennig, as relações entre espécies são estritamente genealógicas, consideradas verticais, e as apomorfias são as evidências que identificam ancestralidade em comum, e as que definem novos agrupamentos (Santos & Klessa, 2012).

Tradicionalmente, dados provenientes de estudos morfológicos e anatômicos são utilizados para a reconstrução filogenética, entretanto o uso dos métodos moleculares e analíticos para elucidar aspectos evolutivos das espécies, tornou-se essencial para estratégias conservacionistas, manejo e preservação da variabilidade genética (Safi *et al.* 2011). Aumentando o conhecimento a cerca de aspectos da biologia das espécies, como a dispersão, migração e o controle das taxas de extinção nas comunidades (Frankham *et al.* 2005).

Adicionando tais informações genéticas podemos encontrar linhagens evolutivas que dificilmente seriam descritas baseados em outros tipos de dados, revelando linhagens desconhecidas ou ainda pouco estudadas (Safi *et al.* 2011).

Atualmente, as técnicas moleculares usam seqüências genéticas (nucleotídeos e aminoácidos) de diferentes organismos que a princípio devem ser alinhadas utilizando *softwares* específicos. Após o alinhamento, e tratando cada sítio como um caráter homólogo, utilizam-se algoritmos de reconstrução filogenética, de maneira bastante semelhante aos utilizados em reconstruções filogenéticas, baseadas em dados morfológicos (Prosdocimi, 2003; Lopes & Ho, 2012). Estes dados moleculares possuem um poder comparativo muito abrangente, pois todos os organismos vivos compartilham da mesma organização do material genético. Neste caso, cada sítio observado em uma dada seqüência é considerado um caráter. Outro tipo muito comum de árvore filogenética são as baseadas em evidência total, combinando dados moleculares, morfológicos, fisiológicos e paleontológicos em uma mesma reconstrução. Este tipo de reconstrução é o mais interessante do ponto de vista teórico, no entanto, apresenta grande desafio computacional (Prosdocimi, 2003).

Com o advento de métodos de sequenciamento cada vez mais baratos, hoje em dia existe enorme quantidade de organismos com seus genomas sequenciados, com filogenias moleculares sendo publicadas para muitos organismos (ex. Haddrath & Baker, 2001; Barraclough & Vogler, 2002; Townsend *et al.* 2011; Marques *et al.* 2013). Permitindo, deste modo, o cálculo não só das medidas de diversidade filogenética, como examinar explicitamente a estrutura filogenética das comunidades (Cianciaruso *et al.* 2009; Rabosky, 2009; Rabosky *et al.* 2012). Entender esses aspectos filogenéticos permite avaliar como as interações bióticas, as restrições filogenéticas, o isolamento geográfico passado e atual, e os gradientes ambientais, interagem entre si para que se possa aferir sobre a diversidade (Webb *et al.* 2002).

A diversidade filogenética é à medida que incorpora as relações filogenéticas das espécies (Magurran, 2004). Esta medida pressupõe que a diversidade filogenética é maior em comunidades que apresentam espécies que são filogeneticamente diferentes, no entanto alguns estudos recentes vêm demonstrando certo conservadorismo para os traços ecológicos dentro de muitas linhagens (p.ex. Prinzing *et al.* 200; Ackerly 2003).

Foi durante a década de 90 que a abordagem em diversidade filogenética ganhou força, com a medida proposta por Faith (1992), que tem por base a idade da especiação, conhecida como índice PD (*phylogenetic diversity*). Tal medida é obtida pela soma dos comprimentos dos braços da árvore filogenética das espécies de uma comunidade (Faith, 1992), semelhante ao proposto por (Patchey & Gaston, 2004) para FD. Longos comprimentos de braços correspondem a tempos evolutivos maiores e, presumivelmente, a grupos taxonômicos mais distintos (Hardy & Senterre, 2007; Cianciaruso *et al.* 2009). Outro método foi introduzido por Vane-Wright *et al.* (1991) e se baseia no parentesco entre duas espécies que pode ser estimado pelo número de nós, ou ligações que as separam em uma árvore filogenética (Vane-Wright *et al.* 1991; Webb, 2000, Ricotta, 2004), esta medida ficou conhecida como distinguibilidade taxonômica (do inglês *taxonomic distinctiveness*). Posteriormente outros métodos e técnicas estatísticas mais sofisticadas ganharam espaços para aferir a estrutura filogenética das comunidades, medidas como, por exemplo, a MPD ou Distância Média de Pares (Webb, 2000), a MNTD ou Distância Média do Táxon mais Próximo (Webb, 2000), a Variabilidade ou PSV, Riqueza ou PSR e Equitabilidade Filogenética de Espécies ou PSE (Helmus *et al.* 2007).

O interesse sobre todos os eventos evolutivos que fizeram populações gerarem linhagens independentes, as mudanças em suas características, e o tempo entre tais eventos, vêm ganhando espaço nas pesquisas ecológicas, que muitas vezes são consequências das mudanças ambientais, podendo produzir estresse nos indivíduos das populações afetadas (Crnobrnja-Isailovic *et al.* 2005). Contudo, somente a partir da década de 1990 estas abordagens

filogenéticas ganharam força, em consequência de sua importância em estabelecer prioridades na conservação (May, 1990). A extinção de uma espécie sem parentes próximos em uma comunidade tende a levar a uma perda maior de informação genética do que a extinção de uma espécie com parentes próximos (Gaston, 2005; Frankham, 2005), por causa disso, uma melhor estratégia de conservação é estabelecer reservas que contenham a maior diversidade filogenética possível (Vane-Wright *et al.* 1991; Faith, 1992; Loyola & Lewinsohn, 2009).

Recentemente diversos trabalhos abordam estas novas medidas (filogenética e funcional), com finalidade de aprimorar o conhecimento e aplicá-lo dentro do contexto da ecologia de comunidade. Estes trabalhos, por sua vez, geram a oportunidades para aprimorar o mapeamento de aspectos filogenéticos e funcionais das espécies, e principalmente maneiras eficazes de se trabalhar a conservação destas características funcionais, o que cabe ao pesquisador a escolha do melhor método que sejam capazes de inferir melhor suas hipóteses, e o que mais se adequa aos dados que lhe estão disponíveis.

Um exemplo de abordagem usando aspectos da diversidade taxonômica, funcional e filogenética, foi o estudo realizado por DeVicor (2010), onde foram discutidas as implicações teóricas e aplicadas de mapear e relacionar essas facetas. Utilizando dados de 229 espécies de aves em áreas de parques nacionais franceses, durante sete anos, seus resultados demonstram grande descompasso espacial entre os componentes da biodiversidade, levando a uma representação desigual da diversidade taxonômica, filogenética, e funcional em áreas protegidas, principalmente em relação à escala beta e gama, sendo resultados principalmente de mudanças da composição das espécies, e não apenas a variação de abundância das espécies.

A partir deste crescente interesse sobre os aspectos funcionais das espécies, propusemos nesta dissertação, ampliar os conhecimentos sobre as taxocenoses de lagartos do Cerrado brasileiro, compreendendo a estruturação das espécies quanto seus aspectos funcionais, e desta

forma precursora, incluir a perspectiva de diversidade funcional para a herpetofauna brasileira, principalmente diante da falta de trabalhos que abordem este tema para lagartos no Brasil.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Testar a relação dos diferentes componentes da biodiversidade (diversidade taxonômica, funcional e filogenética) de taxocenoses de lagartos do Cerrado brasileiro.

Objetivos Específicos

- ✓ Avaliar como as taxocenoses de lagartos estão estruturadas quanto aos componentes da biodiversidade.
- ✓ Investigar possíveis diferenças dos componentes da biodiversidade em relação aos diferentes ambientes de Cerrado contínuo e enclaves de Savana amazônica.
- ✓ Compreender como os diferentes traços funcionais atuam nos padrões de diversidade funcional presentes nas taxocenoses.

ARTIGO 1

Taxonomic, functional and phylogenetic diversity of lizard assemblages (Squamata) of the Brazilian Cerrado

Gabriela Peixoto, Daniel Mesquita, Guarino Colli, Gabriel Costa & Gustavo Vieira

Manuscrito formatado nas normas da revista Biota Neotropica:

Taxonomic, functional and phylogenetic diversity of lizard assemblages (Squamata) of the Brazilian Cerrado

Gabriela Peixoto^{1*}, Daniel Mesquita¹, Guarino Colli², Gabriel Costa³, Gustavo Vieira¹

¹*Universidade Federal da Paraíba, Departamento de Sistemática e Ecologia, 58000-000, João Pessoa, Brasil.*

² *Universidade de Brasília, Departamento de zoologia, 70910-900 Brasília, DF, Brasil.*

³*Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de biociência, Campus Universitário Lagoa Nova, 59072-970 Natal, Brasil.*

*Autor correspondente: gabriela.marquespd@gmail.com

Abstract: Estimates of phylogenetic and functional diversity are proposed as a promising way of explaining the role of interactions between species and the functioning of ecosystems. In this study we evaluated how the functional structure of the different assemblages of Brazilian savannah lizards is related to taxonomic and phylogenetic diversity. For this, we evaluated information about 5520 individuals of 50 species, at twenty sampling sites, located in both continuous Cerrado and enclaves of Amazon Savannah. We estimate species richness and taxonomic diversity through the Simpson Index. The functional diversity was obtained through traits related to morphometry and ecological aspects of each species. Phylogenetic diversity was based on recent phylogenies for Brazilian lizards. Our results revealed that phylogenetic diversity and species richness were positively related to functional diversity, which did not occur with the index of taxonomic diversity. Most of the functional traits were conserved within the lineages, and taxocenoses were structured either in aggregate (influence of environmental filters) or functionally dispersed (limiting similarity). We conclude that suppression of species of phylogenetically distinct lizards within the taxocenoses leads to loss of functional role, which may directly affect ecosystem processes. And what data regarding the phylogenetic aspects, or the species richness itself, can be good substitutes to infer about the functional information that influences the assembly rules of Cerrado lizard taxocenoses.

Key words: Cerrado; functional diversity; phylogenetic diversity; reptiles; Amazon Savannahs.

Introduction

Os padrões de estruturação das comunidades naturais vêm despertando o interesse, ao longo dos anos, e diversas teorias vêm contribuindo dentro da ecologia de comunidades para a compreensão dos mecanismos, e processos envolvidos no estabelecimento das espécies nos diferentes tipos de ambientes (Hutchinson & Macarthur 1959, Gotelli & Graves 1996, Hubbell 2001). Esta composição de espécies dentro das comunidades é regida por regras de estruturação, as quais são determinadas pela riqueza regional de espécies, variáveis abióticas, e interações interespecíficas (Diamond 1975).

A coexistência das espécies em determinadas comunidades pode ser relacionada com a influência de fatores como a competição (Dobzhansky 1950, Gotelle & Mc Cabe 2002), onde indivíduos intimamente relacionados, com aspectos morfológicos semelhantes, tendem a usar os recursos de forma similar (Petchey & Gaston 2002, Leibold & Mcpeek 2006, Resetarits & Chalcraft 2007), o que acarreta em competição pelos recursos, e possível sobreposição de nichos. Em contrapartida, para a teoria neutra da biodiversidade (Hubbell 2001), as espécies coexistem nas comunidades independentemente de suas características, e a composição de espécies em um determinado lugar deve-se apenas ao resultado de dispersão, reprodução e morte dos indivíduos (Ostling 2005).

No entanto, diversos fatores podem desempenhar papel fundamental no processo de distribuição das espécies nas comunidades, como o efeito histórico ou filogenético (Harmon et al. 2003, Vitt & Pianka 2005, Mesquita et al. 2006, Brandt 2011), efeitos geográficos (Silva & Sites 1995, Condit et al. 2002, Werneck & Colli 2006a), latitude e altitude (Roy 2000, Fischer & Lindenmayer 2005, Oufiero et al. 2011), precipitação (Tuomisto et al. 1995, Woinarski et al. 1999). Ou fatores determinísticos como, características edáficas (Gentry 1988, Woinarski et al.

1999, Menin 2005), disponibilidade de alimento (Gaston et al. 2000), estrutura da vegetação (Jellineck et al. 2004, Tews et al. 2004), topografia (Menin 2005, Tuomisto et al. 1995) e produtividade (Whittaker et al. 2001).

Tentar quantificar estes processos que permeiam o estabelecimento e permanência das espécies em uma determinada comunidade vem se configurando um desafio, visto que, a supressão de informação é algo inevitável quando tentamos sintetizar um grande conjunto de dados de uma comunidade (Ricotta et al. 2005). Frequentemente a biodiversidade vem sendo expressa baseando-se principalmente em riqueza e abundância de espécie (Magurran 1988), sendo índices que partem deste pressuposto (ex. os índices de Shannon e Simpson) altamente referenciados nas pesquisas ao longo dos anos. Entretanto, estes índices vêm perdendo espaço nas pesquisas nas últimas décadas, principalmente devido à necessidade da inserção de aspectos funcionais e filogenéticos das comunidades (Cianciaruso et al. 2009).

Para sanar a falta de aspectos filogenéticos nos estudos, medidas como a diversidade filogenética (PD) foi então proposta como um caminho promissor para explicar o papel das interações entre espécies, ao considerar aspectos de suas histórias evolutivas (Faith 1992, Webb et al. 2002, Pu et al. 2014). Os diversos métodos moleculares existentes atualmente vêm contribuindo para a disponibilização de revisões de filogenias, e a construção de árvores filogenéticas, que por sua vez, comportam uma melhor avaliação sobre a diversidade das comunidades (Webb et al. 2002), e por melhorarem substancialmente o entendimento dos padrões de dispersão e migração das espécies, sendo considerada uma ferramenta eficaz para estratégias conservacionistas (Frankham et al. 2002).

Outro componente da biodiversidade, que vem ganhando espaço nas pesquisas ecológicas, é a diversidade funcional (FD), que assim como a PD não associam apenas características referentes à presença e abundância de espécies, e sim as características funcionais, que reflete os traços das espécies, sejam aspectos de sua morfologia, fisiologia, ou

mesmo ecologia (Petchey & Gaston 2006), e que tendem a explicar a funcionalidade dos ecossistemas (Díaz & Cabido 2001, Hooper et al. 2005).

Estudos que unem aspectos da diversidade taxonômica, filogenética e funcional, representam e explicam de uma melhor forma os padrões de montagens dentro das comunidades, tratando-se de um caminho bastante promissor para entender como funcionam os processos ecológicos e evolutivos que moldam as comunidades ao longo dos gradientes (Pavoine et al. 2011). Estudos recentes têm sugerido que a diversidade filogenética pode ser usada como um substituto para medidas de diversidade funcional (Cadotte et al. 2008, Cadotte et al. 2009, Díaz et al. 2013). Essa relação entre PD e FD tem como premissa o pressuposto de que a diversificação evolutiva gerou diversificação nos traços das espécies, resultando uma maior complementação de nicho (Flynn et al. 2011).

Neste sentido, o mapeamento dos componentes da diversidade, sejam ela local ou regional, juntamente com FD e PD, oferecem perspectivas interessantes que não podem ser vislumbradas se apenas um destes aspectos da diversidade for considerada (Wiens & Graham 2005). Estas visões mais holísticas sobre a biodiversidade são de suma importância para os estudos ecológicos, nos remetendo a uma perspectiva abrangente voltada para uma abordagem integrada à conservação dos ecossistemas.

A inclusão dos diferentes componentes da biodiversidade em estudos ecológico para a herpetofauna ainda é pouco explorado, e grande parte aborda apenas aspectos relacionados a diversidade funcional (Chalcraft 2003, Ernst et al. 2006, Shapiro et al. 2007, Fry et al. 2010, Powney et al. 2010, Strauß et al. 2010, Trimble & Aarde 2014) ou Filogenética (Lambert 2013). Para o domínio Cerrado grande parte dos estudos têm como foco a compreensão de fenômenos associados à riqueza da herpetofauna, ou aspectos da filogenia e suas relações com as comunidades ou ecossistemas em questão (França et al. 2007, Mesquita et al. 2007, Vitt et al. 2007), porém ainda são necessários trabalhos que abordem os diferentes componentes da

biodiversidade, buscando compreender as estruturas filogenéticas e funcionais e, portanto, mais próximos de compreender os processos que levam à composição e estrutura das taxocenoses.

Deste modo, o presente estudo teve por objetivo compreender como a diversidade funcional, de diferentes taxocenoses de lagartos do Cerrado brasileiro, se relacionam aos outros componentes da biodiversidade, e como estas taxocenoses estão estruturadas quanto aos traços funcionais das espécies nas diferentes localidades, buscando compreender diferentes questões: (I) Se a diversidade taxonômica pode ser considerada um bom substituto para inferir acerca da diversidade funcional nas diferentes taxocenoses de lagartos, (II) Se as relações entre a diversidade filogenética (PD) e diversidade funcional (FD) apresentam-se como padrões de agrupamento ou de dispersão funcional, e (III) Se os traços funcionais avaliados apresentam forte sinal evolutivo.

Sabendo que espécies filogeneticamente próximas tendem a compartilhar de forma similar os traços, e desta forma, tendem a competição. Esperamos que as taxocenoses com espécies menos correlacionadas filogeneticamente tenham valores superiores de diversidade funcional em detrimento daquelas com espécies mais aparentadas, e que as mudanças na diversidade taxonômica ao longo das taxocenoses não são capazes de captar diferenças entre os traços das espécies e, por sua vez, não seriam acompanhadas por mudanças na diversidade funcional.

Material and Methods

1. Área de estudo

O Cerrado brasileiro faz parte do bioma Savana, sendo caracterizados por uma camada contínua de vegetação herbácea, com um dossel descontínuo de arbustos e árvores, que variam desde campos abertos, até formações densas de florestas (Santos et al. 2011). Considerado o

segundo maior domínio fitogeográfico do Brasil, ocupa cerca de 23% do território nacional, com extensão de 204,7 milhões de hectares com a presença de diversos ecossistemas, e riquíssima endemia (Myers 2000). As médias das temperaturas do ar variam entre 24 a 26°C e as chuvas são entre 2000 e 2500 milímetros por ano, com estações seca e chuvosa bem definidas (Nimer 1989). Apresenta a maior riqueza florística entre as savanas mundiais (Klink 1995, Oliveira & Ratter 2002), e vem sendo reconhecido internacionalmente como área prioritária para a conservação da biodiversidade do planeta (Da Silva & Bates 2002), destacando-se num contexto ecológico, principalmente pela importância que exerce na manutenção de importantes bacias hidrográficas brasileiras (dos rios Paraná, São Francisco, Araguaia e Tocantins), bem como no papel de sumidouro dos gases de efeito estufa (Santos et al. 2011).

Com relação à herpetofauna, o Cerrado abriga uma fauna bastante diversificada, com a presença de muitas espécies endêmicas (Colli & Araújo 2002, Nogueira et al. 2010), no entanto, estas espécies vêm sofrendo ameaças principalmente pela ocupação humana e pela expansão agropecuária (Santos et al. 2011), o que configura os estudos de levantamento de fauna, e de padrões de distribuições das espécies, uma tarefa urgente e prioritária (Da Silva & Bates 2002, Colli et al. 2003b, De Queiroz 2009).

De acordo com a Hipótese dos Refúgios Florestais do Pleistoceno, durante a última era glacial, o Cerrado chegou a atingir grande parte do território brasileiro (incluindo a floresta amazônica), estendendo-se até as Guianas (Haffer 1969, Ab'Saber 1982). O recuo destas florestas abertas, pós era glacial, dando espaço a novas formações vegetais, gerou pequenos sítios que conhecemos atualmente como ilhas de Cerrado isolado ou savanas amazônicas. Entretanto, alguns autores criticam esta hipótese, argumentando a insuficiência de dados paleontológicos e biogeográficos para sustentá-la (Bushl & Oliveira 2006). De fato, para alguns autores, o isolamento destes ambientes de Cerrado propicia uma fauna considerada como um

subconjunto dos ambientes de Cerrado não isolado (Gainsbury & Colli 2003, Mesquita et al. 2007, Costa et al. 2008).

Diante disto, os sítios de amostragem contemplaram diferentes áreas de Cerrado, incluindo áreas de savanas amazônicas (isolado), e ambientes de Cerrado contínuo (não isolado) (Figura 1). As localidades Vilhena, Guajará- Mirim e Pimenta Bueno, por apresentarem composição muito diferenciadas e habitats muitos distintos numa mesma localidade, foram subdivididas em mais de uma taxocenose (Tabela 1 e 2). Compreendendo: Guajará-mirim solo rochoso; Guajará-mirim solo arenoso; Vilhena latossolo; Vilhena solo arenoso; Pimenta Bueno solo arenoso, Pimenta floresta de transição; e Pimenta latossolo. Cada uma representando uma taxocenose distinta, como já abordados em trabalhos anteriores para a região (Gainsbury & Colli 2003, Mesquite 2007).

2. Análises de dados

Para verificar possíveis diferenças entre os ambientes de Cerrado isolados e não isolados, quanto a composição de espécies, foi utilizada uma análise de ordenação através de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) (Faith et al. 1987), por meio da presença das espécies nas localidades através do índice de Jaccard. Os dois eixos de ordenação gerados foram plotados um contra o outro para a visualização da segregação em relação aos ambientes isolados e não isolados. As análises foram realizadas através da função metaMDS, implementada no pacote vegan (Oksanen et al. 2010) do programa R (R Development Core Team 2009).

Análise de variância multivariada (MANOVA) foi realizada para testar a segregação entre as distintas unidades amostrais quanto aos ambientes de Cerrado, como variáveis dependentes os dois primeiros eixos da NMDS, e variável independente as localidades (isolado e não-isolado). Para cada taxocenoses foram estimados a riqueza de espécies, e os índices de

diversidade taxonômica (TD), por meio do índice de Simpson (1949), obtidos através do software Infostat (Di Rienzo 2012). Para obter os valores para FD foram utilizados, como traços funcionais, dados sobre a morfometria, tipos de forrageamento (ativo e senta-espera), e tipo de hábito (noturno e diurno). Os traços funcionais (morfométricos) utilizados no presente estudo encontram-se depositados na coleção Herpetológica da Universidade de Brasília- UNB (CHUNB).

O uso da morfometria para a representação dos traços tem como base a ideia de que aspectos da ecologia de lagartos, principalmente dieta, é refletido em sua morfologia, como já evidenciado por alguns autores (Araújo, 1991,1992; Vitt, 1991). Dez variáveis morfométricas foram aferidas: (1) massa; (2) Comprimento rostro cloacal; (3) Comprimento da cauda; (4) Largura do corpo; (5) Altura do corpo; (6) Largura da cabeça; (7) Altura da cabeça; (8) Comprimento da cabeça; (9) Comprimento do membro anterior; (10) Comprimento do membro posterior. Os outros traços funcionais relacionados a atividade, e o tipo de forrageamento foram obtidos através da literatura de lagartos para as áreas de Cerrado (Gainsbury & Colli 2003, Colli et al. 2003a, Mesquita et al. 2006a, Mesquita et al. 2007, Costa et al. 2008 a, b). Para não excluir das análises espécies com traços faltantes, optamos por estimá-los através do pacote Mice (Van Buuren & Groothuis-oudshoorn 2011).

Para a obtenção do índice de diversidade funcional utilizamos o índice FD proposto por Petchey & Gaston (2002), que se assemelha ao índice de PD (Faith 1992), e calculado por meio da soma dos comprimentos dos ramos de um dendograma, construído a partir de características funcionais, acomodando uma enorme variedade de tipos de dados. Esta métrica vem sendo amplamente aplicada como uma boa medida da diversidade funcional (Cianciaruso et al. 2009). O índice foi calculado utilizando os pacotes Ade4 e Picante (Kembel 2010).

Para a obtenção do índice de diversidade filogenética foi confeccionada uma árvore, que contemplasse todas as espécies presentes nas taxocenoses, através do software Mesquite

(Madison & Maddison 2001), seguindo a filogenia mais recente proposta na literatura (Gauthier et al. 2012, Pyron et al. 2013, Tonwised et al. 2013). Para obter os comprimentos dos ramos foi utilizado o método Grafen (1989), através do pacote Ape (Paradis *et al.* 2004). Em seguida, calculamos os índices de PD para cada taxocenose (proposto por Faith 1992) usando o pacote Picante (Kembel et al. 2010).

Para averiguar as correlações entre os diferentes índices, realizamos o teste de Pearson (Rodgers & Nicewander 1988). Nossos resultados indicam forte relação ($r > 0,6$) entre PD e riqueza de espécies (RS), sendo estas métricas usadas separadamente nas análises seguintes. Para verificar diferenças entre os ambientes de Cerrado (contínuo e Savanas amazônicas), e os índices (PD, FD, TD e RS) foram realizados testes *t* de Student. A correlação entre a diversidade funcional e os outros componentes da biodiversidade foi testada através de modelos GLMM (Generalized Linear Mixed Model) para as 20 taxocenoses. Como foi verificado multicolinearidade entre PD e RS, realizamos dois modelos que melhor explicariam a variação da FD, sendo: (I): $FD = \alpha + \beta(TD) + \beta(PD) + \beta(1|Amb)$, onde a FD foi considerada como variável resposta, a PD e TD como variáveis preditoras fixas, e os ambientes de Cerrado e Savanas amazônicas como variáveis randômicas; e (II): $FD = \alpha + \beta(RS) + \beta(TD) + \beta(1|Amb)$, onde a FD foi estimada como variável resposta, a riqueza (RS) e TD como variáveis preditoras fixas, e os ambientes de Cerrado como variáveis randômicas. A construção de cada modelo foi realizado através do pacote estatístico lme4 (Bates et al. 2011) com nível de significância de 5%.

A relação entre as distâncias funcionais e filogenéticas das taxocenoses (sinal filogenético) foi obtida pelo índice de correlação de Moran's (Moran 1948), por meio do pacote phylobase (Hackathon et al. 2014) e adephylo (Jombart & Dray 2008). Moran' (*I*) é conhecida como uma medida de auto-correlação espacial, porém para ser utilizado em abordagem

filogenética, substitui-se a proximidade espacial pela proximidade filogenética entre as espécies (Gittleman & Kot 1990). O teste de sinal filogenético é semelhante ao do Abouheif (1999), porém, usa uma matriz de proximidade filogenética com uma diagonal nula. (Revell et al. 2008, Münkemüller et al. 2012). Quando o valor de I for igual a 0, significa que as espécies se assemelham tanto quanto previsto no âmbito de um modelo de movimento browniano, no entanto, se os valores de I dão resultados menores do que 0, as espécies assemelham-se menos do que o previsto no âmbito de um modelo de movimento browniano, e uma terceira alternativa é se I for maior do que 0, o que indica que as espécies estreitamente relacionadas possuem maior semelhança em relação à característica estudada.

Para testar se as espécies coexistentes nas taxocenoses, de acordo com a diversidade funcional, foram mais ou menos similares do que se esperaria ao acaso, usamos modelos nulos para comparar os valores observados de MPD “mean pairwise distance” (Webb et al. 2002) para cada taxocenose, com um valor médio obtido de 1000 taxocenoses geradas ao acaso, mantendo a riqueza de espécies e abundâncias nas taxocenoses nulas (Gotteli & Entsminger 2001). Este tamanho dos efeitos padronizados de MPD é conhecido como NRI, e podem sugerir a ocorrência de agrupamentos funcionais quando seus valores são maiores que zero, ou dispersão funcional, quando seus valores são menores que zero (Gómez et al. 2010). A medida de MPD calcula a distância par-a-par entre cada uma das espécies da comunidade, e foi originalmente proposta para distâncias filogenéticas, no entanto, vem sendo bastante utilizada para distâncias funcionais (Webb 2002, Pavoine & Bonsall 2010). Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente computacional R (R- Development Core Team, 2009).

Results

Avaliamos informações de 5520 indivíduos, subdivididos em 50 espécies distribuídas em 10 famílias, entre as 20 taxocenoses abrangentes no presente estudo (Tabela 1). A família com maior número de representantes foi à Teiidae com 16 espécies, enquanto Leiosauridae foi bem menos representativa, com apenas uma espécie. Com a exceção da espécie *Ameiva Ameiva* que esteve presente em todas as taxocenoses, as taxocenoses apresentaram grande substituição de espécies, com os dois primeiros eixos do escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) explicando 52% da variação entre localidades. Com uma evidente segregação das taxocenoses em relação aos ambientes isolados e não isolados (Pillai Trace: 1 0.6323; $F_{2,18}=14.619$; $P= <0.001$; Figura 2 e 3).

As taxocenoses de ambientes não-isolados que apresentaram os maiores valores de FD, PD (Figura 4) e SR foram São domingos – GO e Jalapão- TO (Tabela 3). Já para os ambientes isolados as taxocenoses foram Amapá e Vilhena- RO (solo arenoso). As taxocenoses dos ambientes isolados e não-isolados apresentaram valores significativamente distintos de PD e riqueza de espécies, mas não para FD ou TD (Tabela 4). Os componentes de riqueza e diversidade filogenética De acordo com os resultados da GLMM para as 20 taxocenoses, o modelo que melhor explica a variância é: $FD= \alpha + \beta(PD) + \beta(TD) + \beta(1|Amb)$, obtendo 90% de explicação. Já o modelo com a riqueza de espécies explicou 79% da variância (Tabela 5 e 6).

O teste de Moran's (I) indicou que os traços funcionais ecológicos relacionados à atividade e forrageio, bem como os traços morfológicos de comprimento da cabeça, largura da cabeça, comprimento da cauda e altura da cabeça, apresentaram certo conservadorismo evolutivos entre as espécies filogeneticamente aparentadas (Tabela 7), que variou mais do que o esperado ao acaso, indicando forte sinal filogenético (Figura 5). Para os valores de NRI, as

taxocenoses localizadas em Amapá, Humaitá e Pimenta solo arenoso apresentaram valores positivos, indicando que as espécies estão mais próximas em seus traços funcionais do que o esperado ao acaso, ou seja, agregadas (Tabela 8). No entanto, apenas Humaitá apresentou um p significativo ($p < 0.05$). Enquanto o restante das taxocenoses permaneceram com valores de NRI negativos, ou seja, mais dispersas quanto aos traços funcionais, no entanto apenas para Jalapão e São Domingos foi possível afirmar com 0,5% de significância o padrão encontrado ($p > 0.95$).

Discussion

As associações dos componentes FD e PD com a SR, entre as taxocenoses de lagartos, nos permite entender o efeito da identidade das espécies na composição das comunidades, e assim avaliar o efeito da extinção sobre a história evolutiva nestas localidades (Devictor et al. 2010). As associações dos aspectos funcionais e filogenéticos corroboram com as hipóteses iniciais do presente estudo, de que a relação entre PD e FD seria positivamente correlacionada, partindo do pressuposto de que a diversificação evolutiva gerou diversificação dos traços, que por sua vez, pode resultar em uma maior complementaridade de nicho, e manter os traços conservados dentro das linhagens (Webb et al. 2002, Flynn 2011, Safi et al. 2011, Pavoine et al. 2013). Relação positiva entre a PD e FD já foi encontrada na literatura (Webb et al. 2002, Cadotte et al. 2009, Flynn et al. 2011, Safi et al. 2011), e nossos resultados tendem a acrescentá-los, sugerido que a PD pode ser usadas como um proxy para medidas de FD, onde espécies filogeneticamente distantes contribui mais para os valores de FD do que espécies estreitamente relacionadas (Mace 2003).

O uso de múltiplas medidas de diversidade em diferentes escalas de observação podem ajudar a compreender a importância relativa dos processos históricos e ecológicos na formação

das taxocenoses. Safi et al. (2011) ao testar a distribuição espacial dos índices de diversidade filogenética e funcional em relação a riqueza de mamíferos em escala global, encontrou resultados que demonstram que tanto a diversidade funcional quanto a filogenética estavam correlacionada com a riqueza de espécies, no entanto, os modelos tendem a uma estabilização acima de determinada SR, o que pode ser reflexo das diferentes escalas ou das características conservadas do grupo (Field et al. 2008). Em outro estudo, sobre o padrão da distribuição de quelônios na América Latina, os padrões de riqueza (SR), diversidade funcional (FD) e diversidade filogenética (PD) estavam correlacionados entre si (Rodrigues 2014). Entretanto, a FD e SR foram mais similares do que com a diversidade filogenética, que demonstrou certa homogeneidade, com altos valores concentrados na Amazônia, demonstrando que está forte relação linear, é matematicamente comum em comunidades que apresentam dendograma de traços funcionais com a maioria dos nós distantes dos terminais (Petchey & Gaston 2002).

Uma explicação para a forte correlação positiva entre FD e riqueza de espécies seria o efeito de seleção (Mayfield et al. 2010), ou seja, a probabilidade de captar o máximo de valores de traço funcionais em uma espécie pode aumentar a partir do momento em que aumentamos a escala de abordagem. A relação entre a diversidade de espécies e FD é também influenciada pela sensibilidade da escolha da métrica (Fonseca & Ganade 2001, Petchey & Gaston 2002). Somente traços relacionados com a função de interesse devem ser incluídos na métrica FD, e inclusões excessiva de características neutras ou positivamente correlacionados fará com que haja uma convergência artificial entre a FD e a riqueza de espécies, enquanto traços correlacionados negativamente irão inflar os valores de FD (Pavoine et al. 2013).

Apesar dos diversos exemplos de relações lineares positivas entre a riqueza de espécies e FD, esta tendência não pode ser vista como regra, já que a redundância funcional, a inclusão de diferentes traço funcionais, os diferentes tipos de métrica, e mesmo a atuação de filtros ambientais, podem mascarar a verdadeira relação entre estes índices. O índice que utilizamos

(Petchey & Gaston 2002) tem fortes associações com as variações de riqueza nas comunidades (Mason et al. 2013, Pavoine et al. 2013), o que pode ter efeito direto nos resultados aqui encontrados. Cadotte et al. (2008), ao avaliar a biomassa de plantas, encontrou resultados que indicam certo contraste entre os índices, observando um enorme descompasso entre os grupos funcionais e PD ao longo das localidades avaliadas. No entanto, poucas críticas existem na literatura, o que indica que a diversidade filogenética realmente atua como um substituto para diversidade funcional. Sendo as variações dos traços entre as espécies resultados tanto de fatores ambientais, quanto de fatores históricos (Freckleton & Jetz 2009).

Tratar a riqueza como preditora para a FD implicaria que todas as espécies que entra na análise aumentariam a FD (Petchey & Gaston 2004). E que em taxocenoses com espécies funcionalmente redundantes, a supressão de espécies de maneira aleatória, dificilmente diminuiria a FD (Mayfield et al. 2010, Fonseca & Ganade, 2001). De fato, diferentes características funcionais têm níveis distintos de redundância dentro de uma assembleia, com múltiplas permutações possíveis da relação entre a riqueza e a FD. Deste modo, grande número de características funcionais tende a aumentar a capacidade de detectar diferenças funcionais entre espécies, ao reduzir o impacto da identidade da espécie, e da probabilidade da classificação das espécies como funcionalmente redundantes (Petchey & Gaston 2002b).

Para o índice de diversidade taxonomica, os resultados do presente estudo mostram que estes indicadores taxonômicos assumem um peso funcional igual para todas as espécies, não sendo capazes de detectar as variações funcionais das espécies nas taxocenoses (Wilsey et al. 2005). O grau de dependência da diversidade funcional sobre a diversidade de espécies está relacionado principalmente à amplitude dos traços, e como estas espécies estão dividindo o espaço em nichos disponíveis (Huston 1994, Fukami et al. 2005).

Quanto ao sinal filogenético, tanto aspectos morfométricos, quanto as características ecológicas (tipo de forrageamento e atividade) são conservados dentro das linhagens, o que

reforça ainda mais a correlação entre FD e PD. Este Sinal filogenético pode ser definido como uma tendência das espécies serem mais semelhantes em suas características funcionais do que ao acaso (Munkemuller 2012), e vem sendo utilizada para responder a diversas perguntas dentro do contexto de ecologia de comunidades, sejam para compreender possíveis correlações com traços (Felsenstein 1985, Pavoine et al. 2008), processos de estruturação que dominam as comunidades (Webb et al. 2002), ou conservadorismo de nicho baseados em aspectos filogenéticos (Losos 2008).

O forrageamento para os lagartos é uma característica de grande importância, refletindo aspectos como ecologia, história de vida, tipos de presas e quantidade de alimento (Vitt 1991). A atividade (diurno e noturno) também exerce papel importante em diversos aspectos, como fuga, captura de presas, e defesa de territórios (Brattstrom 1965, Pianka 1986, Vitt 2000) e que características morfológicas (ex. o tamanho do crânio) tem influência na escolha das presas (Edwards 2013), e se destaca como um papel importante para esclarecer a ecologia destes animais.

Mesquite et al. (2007), ao estudar taxocenoses de lagartos de Cerrado, demonstrou que aspectos ecológicos e a abundância das espécies são bastante conservativos, com pouca variação entre as taxocenoses, o que evidencia o papel histórico na estrutura das taxocenoses, que reflete na variação de largura de nicho, morfologia e distribuição das espécies (Vitt et al. 2000, Giannini 2003, Vitt et al. 2003, Mesquita & Colli 2003a). No entanto, em contraste ao nosso estudo, Costa et al. (2008) encontrou fraca associação filogenética entre os traços de espécies de lagartos para localidades do Cerrado, e que a riqueza de espécies, tamanho do corpo, e amplitude de nichos globais, quando correlacionadas com PD teve um coeficiente de regressão negativo, o que indica que taxocenoses com diversidade filogenéticas menores podem ser liberadas de competição interespecífica (Van Valen 1965).

As espécies podem coexistir por longos períodos dentro da mesma taxocenoses ocupando nichos diferentes para poder minimizar a competição (De Bello et al. 2011), e fatores como disponibilidade de energia e heterogeneidade ambiental podem promover a dissimilaridade de nicho, permitindo a coexistência de espécies nas taxocenoses. Por sua vez, nichos filogeneticamente conservados podem acontecer devido à estabilização ou redução de amplitude da evolução de características ecológicas, restringindo o desenvolvimento das características herdadas pelos ancestrais (Wiens & Donoghue 2005).

A relação entre a diversidade funcional e a diversidade filogenética indica como a história evolutiva se relaciona com a evolução dos traços funcionais em lagartos (Webb et al. 2002, Safi et al. 2011). Para esta relação, é esperado um padrão em que espécies mais aparentadas apresentem maior similaridade funcional. Porém, de acordo com o processo ecológico dominante na estruturação da comunidade (competição por recursos limitantes ou filtros ambientais), e do grau de conservantismo dos traços funcionais (conservados ou convergentes), a relação pode apresentar padrões de atração filogenética, dispersão filogenética ou aleatório (Webb et al. 2002, Cianciaruso et al. 2009, Rodrigues 2014).

De acordo com os resultados da análise de NRI as localidades que apresentaram agregação dos traços funcionais foram representadas por taxocenoses de ambientes isolados (Humaitá, Pimenta solo arenoso e Amapá), sendo estes valores de NRI positivos indicativos de que as espécies estão agrupadas quanto seus traços funcionais, e que provavelmente filtros ambientais é a explicação mais plausível, e estão atuando para os padrões de estruturação observados. Os filtros ambientais selecionam as espécies que irão ocorrer em um determinado local devido a condições ambientais limitantes (luminosidade, temperatura ou umidade). Assim, só as espécies que possuem atributos que lhes conferem capacidade de suportar estas condições, estarão aptas a sobreviver em um determinado local (Mc Gill et al. 2006). Estes ambientes não têm a competição como um papel de destaque na ocorrência das espécies, justificada

principalmente pelas densidades de espécies que são inferiores aos níveis necessários para que haja competição (Gainsbury & Colli 2003). Pode-se também concluir que a perda de espécies dentro destas localidades não implicaria em grandes perdas de diversidade funcional (Laliberté & Legendré 2010). Já para as taxocenoses com valores negativos de NRI a dispersão dos traços funcionais indica que a similaridade limitante tem papel de destaque na estruturação das taxocenoses. São Domingos e Jalapão apresentaram significativa dispersão entre os traços, possivelmente reflexo da alta diversidade filogenética e riqueza de espécies, se perfazendo como áreas de grande importância para conservação das espécies de lagartos do Cerrado (Werneck et al. 2006b).

Conclusions

A supressão de espécie de lagartos filogeneticamente distintas nos sítios de amostragem constitui uma perda significativa de papel funcional, o que afeta diretamente nos processos ecossistêmicos, tanto em taxocenoses de ambientes de Cerrado contínuo, quanto em enclaves de Savanas amazônica. E que os componentes filogenéticos e a riqueza de espécies podem ser considerados bons substitutos para informações funcionais de lagarto do Cerrado brasileiro. Filtros ambientais atuam como fortes mecanismos geradores da estruturação em ambientes de Savanas amazônica, em detrimento ao restante das taxocenoses que apresentaram um padrão mais dispersos, sendo a similaridade limitante um efeito importante na estruturação destas localidades. Assim, nosso estudo corrobora com as abordagens sobre diversidade funcional, suas implicações e metodologias, ampliando o tema para a herpetofauna, e demonstram que futuras pesquisas são necessárias para preencher as lacunas do conhecimento que ainda é incipiente.

Acknowledgements

A Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida a Gabriela M. Peixoto. A coleção herpetológica da UnB (CHUNB) pela disponibilidade dos dados referentes as espécies de lagartos.

Tabela 1. Lista das espécies de lagartos analisadas nas 20 Taxocenoses de Cerrado avaliadas: 1- Alter do chão; 2- Alvorada; 3-Amapá; 4- Cachimbo; 5- Carajás; 6- Dianópolis; 7- Guajará-mirim solo rochoso; 8- Guajará-mirim solo arenoso; 9- Humaitá; 10- Jalapão; 11-Monte Alegre; 12- Paracatu; 13- Paranã; 14- Pimenta Bueno solo arenoso; 15- Pimenta floresta de transição; 16- Pimenta-latossolo; 17- Roraima; 18- São Domingos; 19- Vilhena latossolo; 20- Vilhena solo arenoso.

Espécies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Phyllodactylidae																				
<i>Gimnodactylus gekkoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-
Sphaerodactylidae																				
<i>Coleodactylus meridionalis</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Gonatodes humeralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gekkonidae																				
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hemidactylus palaichthus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Hemidactylus mabouia</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lygodactylus klugei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
Gymnophthalmidae																				
<i>Bachia cacerensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Cercosaura ocellata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	X	-	-	X	-
<i>Cercosaura schreibersii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colobosaura modesta</i>	-	X	-	X	X	-	-	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-
<i>Gymnophthalmus</i>	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	-	-

<i>underwoodi</i>																				
<i>Iphisa elegans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-
<i>Micrablepharus atticolus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Micrablepharus maximiliani</i>	-	X	-	X	-	-	-	X	-	X	-	X	X	X	-	-	-	X	-	-
<i>Vanzosaura rubricauda</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Leiosauridae																				
<i>Enyalius cf bilineatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Polychrotidae																				
<i>Anolis auratus</i>	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Anolis meridionalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Anolis nitens</i>	-	-	X	-	X	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-
<i>Polychrus acutirostris</i>	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	X
Iguanidae																				
<i>Iguana</i>	-	X	X	X	-	-	-	-	-	X	X		-	-	-	-	X	X	-	-
Scincidae																				
<i>Mabuya dorsivittata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mabuya frenata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Mabuya guaporicola</i>	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mabuya cf heathi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mabuya nigropunctata</i>	-	-	X	X	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	X	-	-	X	X	-
<i>Mabuya sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
Teiidae																				
<i>Ameiva</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cnemidophorus cryptus</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Cnemidophorus</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>mumbuca</i>																				
<i>Cnemidophorus cf ocellifer</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cnemidophorus parecis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Cnemidophorus gramivagus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kentropyx altamazonica</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X
<i>Kentropyx calcarata</i>	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Kentropyx paulensis</i> ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kentropyx striata</i>	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Cnemidophorus sp.</i>	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-
<i>Kentropyx vanzoi</i> ¹	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Tupinambis merianae</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	-	X	-	-	X	-	X
<i>Tupinambis quadrilineatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Tupinambis teguixin</i>	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-
<i>Tropiduridae</i>																				
<i>Stenorcercus sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-
<i>Tropidurus sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tropidurus cf hispidus</i>	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Tropidurus insulanus</i>	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tropidurus itambere</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tropidurus cf oreadicus</i>	-	X	-	-	X	-	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-

Tabela 2. Localização das taxocenoses e suas identificações quanto ao tipo de habitats.

	Áreas de Cerrado	Coordenadas	Tipos de habitats
Não isolado	Alvorada do Norte, Goiás	10° 11' S, 46° 40' W	Solo arenoso/solo rochoso
	Dianópolis, Tocantins	11° 42' S, 46° 48' W	Solo arenoso/ solo rochoso
	Jalapão, Tocantins	14° 36' S, 46° 24' W	Solo arenoso/ solo rochoso
	Paranã, Tocantins	12° 54' S, 47° 42'	Solo arenoso/solo rochoso
	São Domingos, Goiás	13° 24' S, 46° 19' W	Florestas Estacionais Deciduais
	Paracatu, Minas Gerais	17° 24' S, 47° 18' W	Latossolo
Isolado	Serra do Cachimbo, Pará	8° 42' N, 55° 20'	Solo arenoso/solo rochoso
	Guajará-Mirim, Rondônia	10° 48' S, 65° 22' W	Solo arenoso/solo rochoso
	Vilhena, Rondônia	12° 43' S, 60° 07' W	Solo arenoso/ latossolo
	Pimenta Bueno, Rondônia	12° 30' S, 60° 49' W	Solo arenoso/latossolo/floresta de transição
	Macapá, Amapá	6° 10' N, 51° 20' W	Solo arenoso/solo rochoso
	Serra dos Carajás, Pará	0° 02' N, 51° 03' W	Solo arenoso
	Humaitá, Amazonas	6° 10' N, 51° 20' W	Solo rochoso
	Álter do Chão, Pará	7° 31' S, 63° 02' W	Latossolo
	Boa Vista, Roraima	7° 40' S, 39° 12' W	Solo arenoso
	Monte Alegre, Pará	2° 6' S, 54° 20' W	Solo arenoso/solo rochoso

Tabela 3. Valores dos índices de diversidade Funcional (FD), filogenética (PD), e taxonômica (TD) para os 20 sítios de amostragem no Bioma Cerrado

Taxocenoses	FD	PD	SR	TD
Alter do Chão	0.46	2.71	5	0.32
Alvorada	0.78	3.42	8	0.10
Amapá	1.01	3.77	10	0.61
Cachimbo	0.84	3.77	9	0.20
Carajás	0.70	2.79	6	0.35
Dianópolis	0.66	3.61	7	0.60
Guajará Mirim (solo rochoso)	0.35	2.00	2	0.50
Guajará (solo arenoso)	0.35	2.10	3	0.33
Humaitá	0.64	2.55	5	0.31
Jalapão	1.00	4.16	13	0.55
Monte Alegre	0.91	4.18	10	0.13
Paracatu	0.78	4.26	16	0.16
Paranã	0.97	4.12	12	0.20
Pimenta (latossolo)	0.61	2.48	4	0.25
Pimenta (solo arenoso)	0.33	2.16	3	0.41
Pimenta (F. de transição)	0.67	3.16	6	0.23
Roraima	0.98	3.91	9	0.12
São Domingos	1.16	4.57	16	0.16
Vilhena (latossolo)	0.86	3.69	10	0.10
Vilhena (solo arenoso)	0.95	3.87	10	0.50

Tabela 4. Resultado do Test *t*-Student entre os componentes da biodiversidade das taxocenoses de lagartos dos ambientes de Cerrado contínuos (não isolado) e Savanas amazônicas (isolados).

Índices	<i>t</i>	<i>df.</i>	<i>p-valor</i>
<i>FD</i>	-3.73	8.505	0.10
<i>PD</i>	- 3.49	16.35	0.0029
<i>TD</i>	0.166	7.20	0.8720
<i>SR</i>	8.181	13	0.01

Tabela 5. Resultados do modelo linear generalizado misto entre os componentes da biodiversidade, e os ambientes isolados e não isolados como variável randômica, com explicação de 90% da variância total do modelo. FD = diversidade funcional; PD = diversidade filogenética; TD = diversidade taxonômica.

Efeito fixo	Estimativa	Std. Error	<i>t</i> value	P value
Intercept	0.02439	0.11431	0.213	0.885
Diversidade filogenética (PD)	0.93867	0.08168	11.492	< 0.001
Diversidade taxonômica (TD)	0.08133	0.07148	1.138	> 1.00

Tabela 6. Resultados do modelo linear generalizado misto entre os componentes da biodiversidade, e os ambientes isolados e não isolados como variável randômica, com explicação de 79% da variância total do modelo. FD = diversidade funcional; SR = riqueza de espécies; TD = diversidade taxonômica.

Efeito fixo	Estimativa	Std. Error	<i>t</i> value	P value
Intercept	0.09232	0.27784	0.332	0.801
Riqueza de espécies (SR)	0.78098	0.11832	6.601	< 0.001
Diversidade taxonômica (TD)	0.03905	0.10192	0.383	0.707

Tabela 7. Resultados da análise de Moran's (*I*) para sinal filogenético dos traços funcionais das espécies de lagarto de 20 taxocenose do Cerrado.

Traços	<i>I</i>	<i>p</i>
MASSA	0.4031120	0.001
CROANAL	0.3906262	0.001
CCAUD	0.1994091	0.019
LCOR	0.4845747	0.001
ACORP	0.4741657	0.001
LCABEC	0.4156460	0.001
ACABE	0.4677818	0.001
CCAB	0.4373951	0.001
CMANT	0.3290363	0.004
CMPOST	0.3520480	0.002
NOTURNO	0.3515881	0.003
DIURNO	0.3515881	0.003
ATIVO	0.4767165	0.001
EMBOSCADA	0.5581239	0.001

Tabela 8. Resultados para o efeito padronizado de diversidade funcional (NRI) para as 20 taxocenoses de lagartos do Cerrado.

Taxocenoses	<i>z</i>	<i>p</i>
Álter do chão	0.09164846	0.6363636
Alvorada	-0.02693282	0.54545455
Amapá	-0.41518237	0.27272727
Cachimbo	0.92527082	0.90909091
Carajás	0.41208126	0.45454545
Dianópolis	0.42038558	0.63636364
Guajará (solo rochoso)	0.77179762	0.72727273
Guajará (solo arenoso)	-0.14817370	0.50000000
Humaitá	-2.27409651	0.04090909
Jalapão	1.06922031	1.00000000
Monte Alegre	1.09369447	0.90909091
Paracatu	1.41532209	0.90909091
Paranã	1.06721872	0.90909091
Pimenta (latossolo)	0.25285928	0.54545455
Pimenta (solo arenoso)	0.01023646	0.27272727
Pimenta (F. de transição)	0.28999821	0.63636364
Roraima	0.96462034	0.81818182
São Domingos	1.16465584	1.00000000
Vilhena (latossolo)	0.42253672	0.72727273
Vilhena (solo arenoso)	0.24675058	0.36363636



Figura 1. Localização geográfica dos ambientes de Cerrado isolados e não isolados: Paracatu – MG; Alvorada do Norte – GO; São Domingos – GO; Dianópolis – TO; Mateiros – TO; Paranã – TO; Vilhena – RO; Pimenta Bueno – RO; Guajará – Mirim – RO; Humaitá – AM; Cachimbo/ Novo Progresso – PA; Serra dos Carajás/ Parauapebas – PA; Alter do Chão – PA; Monte Alegre – PA; Macapá – AP; Boa Vista –RR

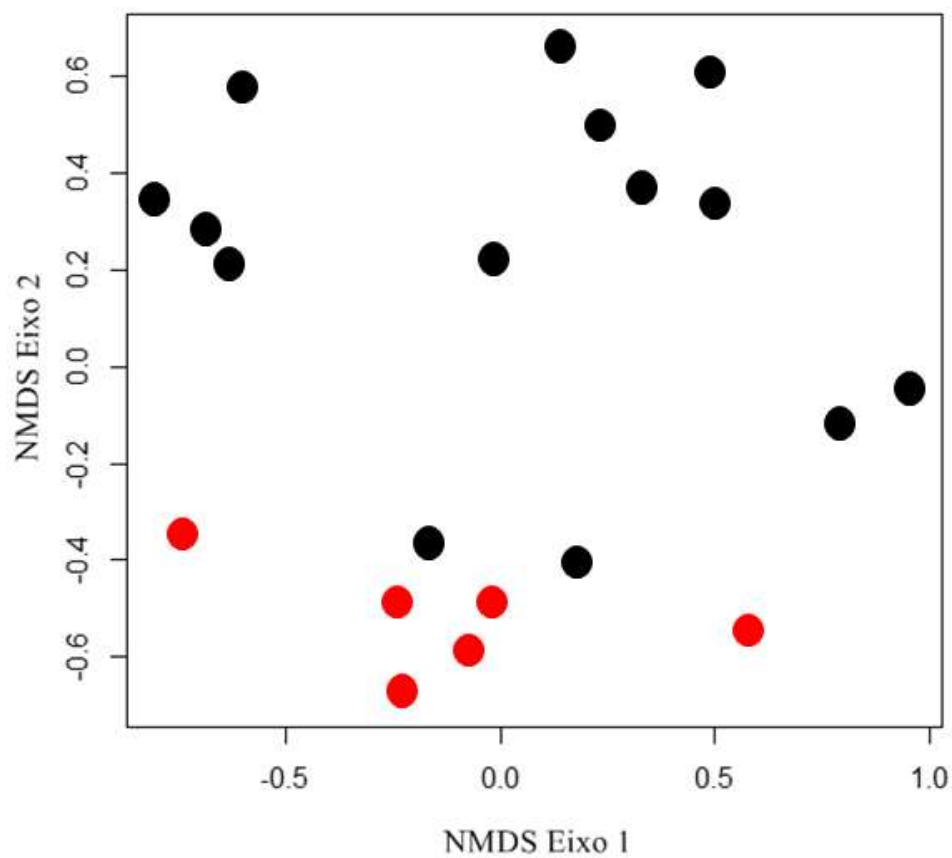


Figura 2. Relação entre os dois eixos gerados nas ordenações com NMDS resumindo as 20 taxocenoses em relação à ambientes de Cerrado isolado e Cerrado não-isolado. Pontos pretos representam Cerrado isolado; pontos vermelhos representam Cerrado não-isolado.

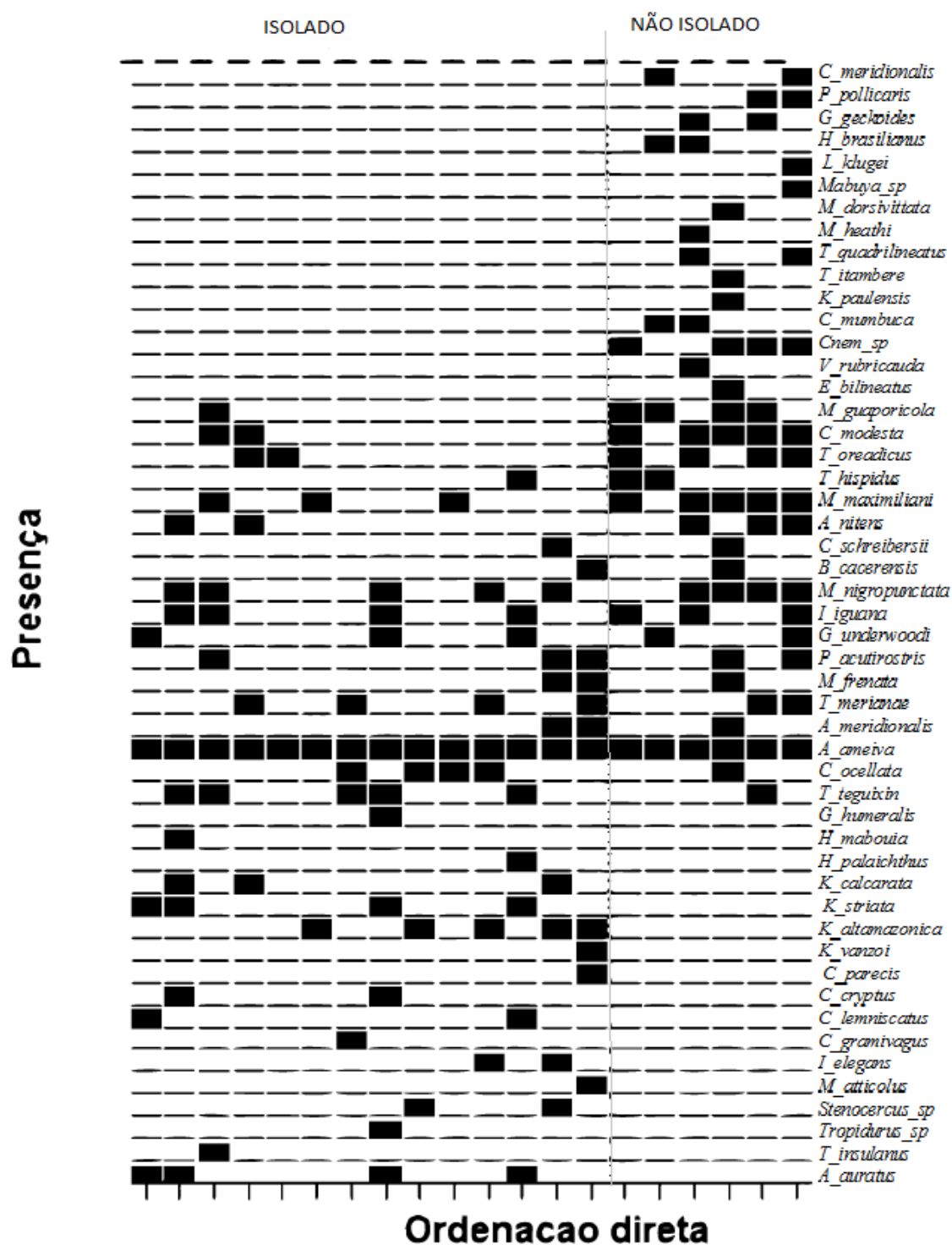


Figura 3. Ordenação direta da presença de espécies de lagartos em relação aos sítios de amostragem de Cerrado isolado e não isolado.

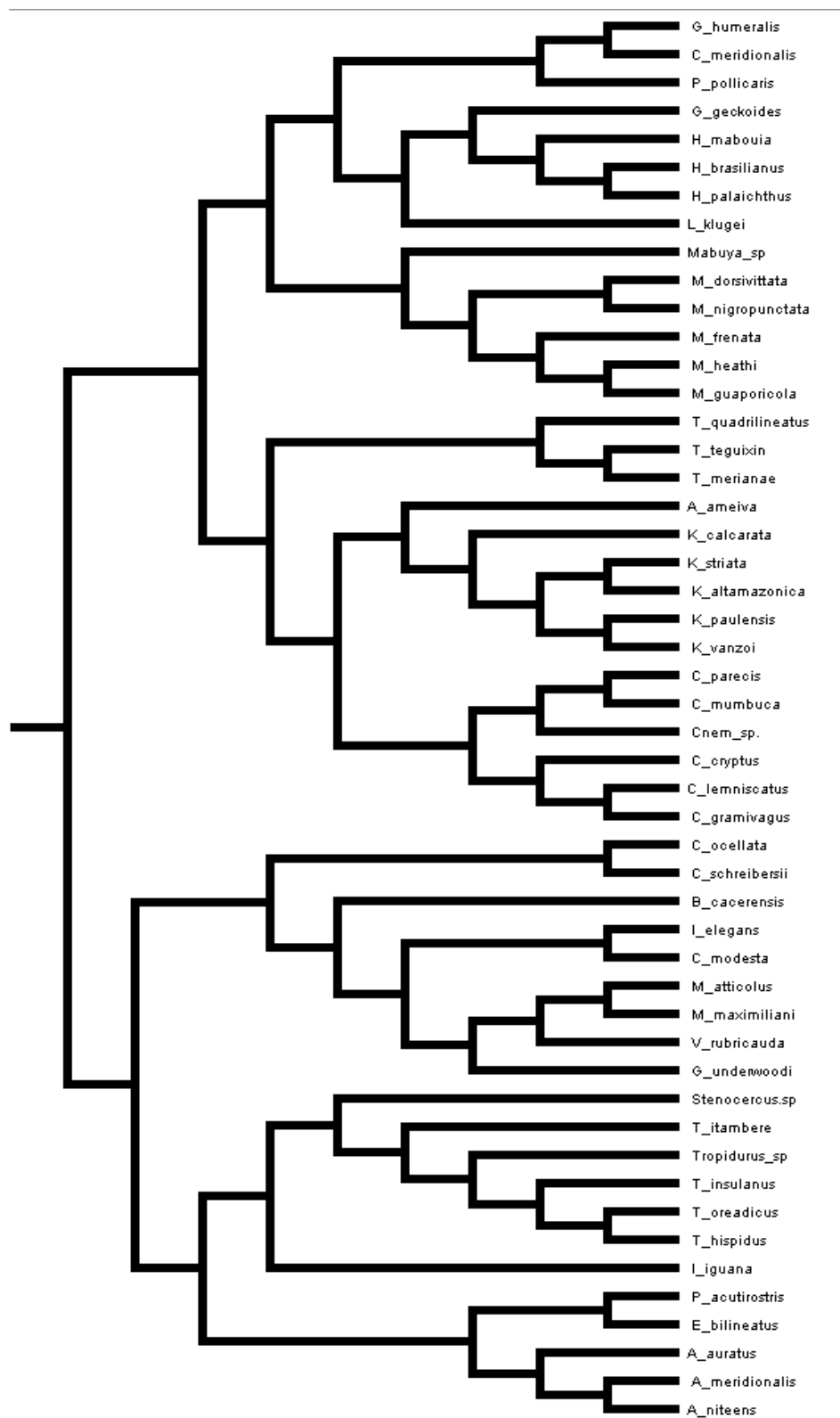


Figura 4. Árvore filogenética das espécies de lagartos confeccionadas a partir da literatura recente para as taxocenoses de Cerrados

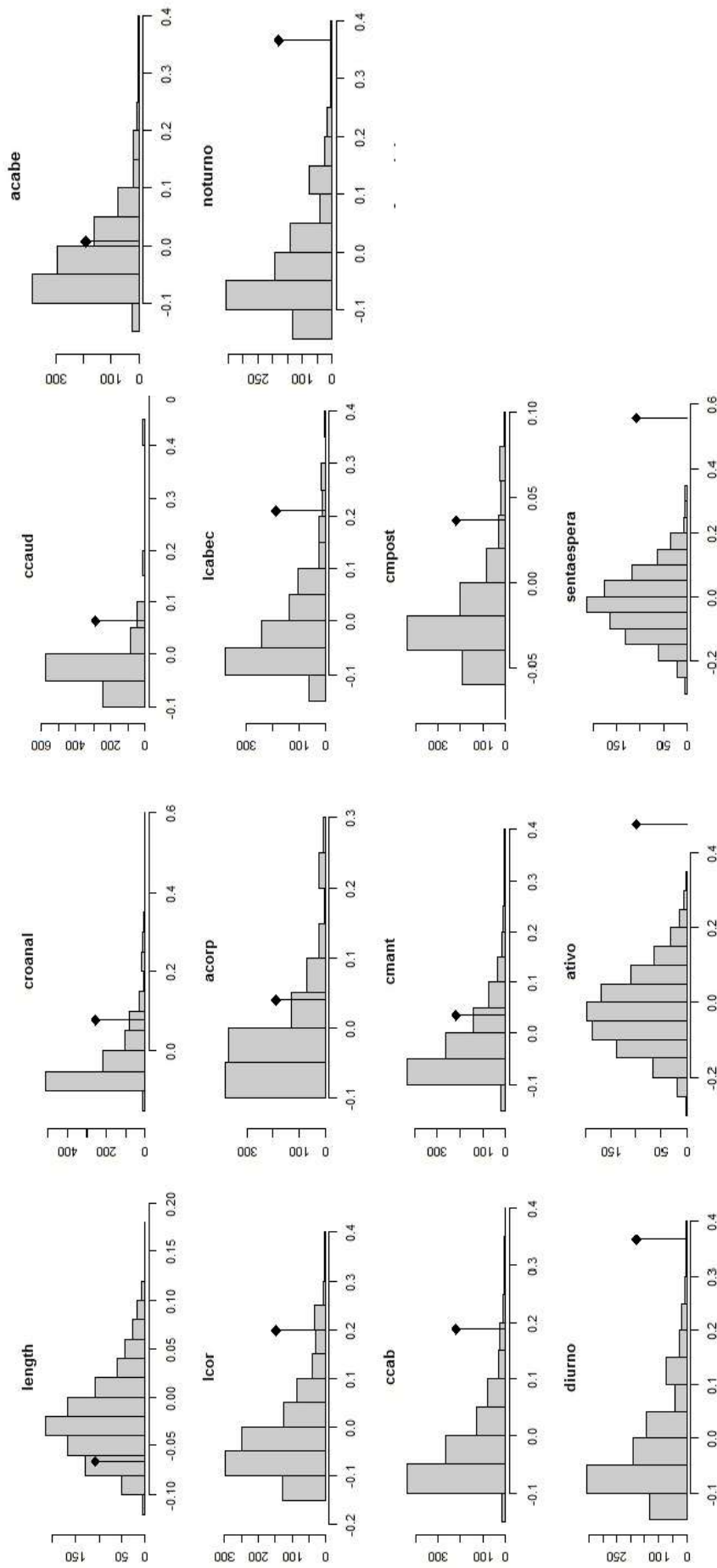


Figura 5. Gráfico dos resultados referente as análises de Moran' s (*I*) para sinal filogenético dos traços funcionais das espécies de lagarto de taxocenoses do Cerrado. Traços morfométricos: **lcor** = largura da cabeça; **acorp** = altura do corpo; **lcabec** = largura da cabeça; **acabe** = altura da cabeça; **ccabe** = comprimento da cabeça; **cmant** = comprimento do membro anterior; **cmpost** = comprimento do membro posterior; **croanal** = comprimento rostro cloaca

CONCLUSÕES

Nossos resultados demonstraram que a supressão de espécie de lagartos filogeneticamente distintas dentro das taxocenoses constitui uma perda significativa de papel funcional, o que afeta diretamente nos processos ecossistêmicos, tanto em taxocenoses de ambientes de Cerrado contínuo, quanto em enclaves de Savana amazônica. E que os componentes filogenéticos e a riqueza da biodiversidade podem ser considerados bons substitutos para informações funcionais das taxocenoses de lagarto do Cerrado brasileiro.

Observamos que filtros ambientais são fortes mecanismos geradores da estruturação das taxocenoses localizadas em ambientes de Savanas amazônicas, como indica os resultados para Amapá, Humaitá e Pimenta solo arenoso, que apresentaram agrupamentos quanto aos seus traços funcionais, em detrimento ao restante das taxocenoses que apresentaram um padrão mais dispersos, sendo a similaridade limitante um efeito importante na estruturação destas taxocenoses.

Para as características funcionais, alguns traços apresentaram forte sinal filogenético, o que nos permite inferir que a história evolutiva se relaciona com a evolução dos traços. O que demonstra a importância da escolha dos traços a serem medidos para lagartos. Dos quais, necessitam contemplar uma quantidade e qualidade significativa de atributos que garantam a captura dos aspectos que afetem diretamente nos processos ecossistêmicos. Tornando a abordagem funcional uma excelente alternativa para a compreensão dos mecanismos de estruturação das taxocenoses, possibilitando melhores definições sobre os critérios nas escolhas de áreas de proteções, e em estratégias conservacionistas. Entretanto, apesar do elevado número de trabalhos recentes que abordam a diversidade funcional, suas implicações e metodologias

ainda permanecem vagos para a herpetofauna, e demonstram que futuras pesquisas são necessárias para preencher as lacunas do conhecimento que ainda é incipiente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A.N. (1982) The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. *In*: Prance GT (ed). Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York, pp.41–59.
- Abouheif, E. (1999) A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. *Evol. Ecol. Res.*, **1**, 895–909.
- Ackerly, D.D. (2003). Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *The International Journal of Plant Sciences*, **164** (3), 165–184.
- Albert, C.H., De Bello, F., Pellet, I. B.G., Lavorel, S. & Thuiller, W. (2011). On the importance of intraspecific variability for the quantification functional diversity. *Nordic Society Oikos*, **121**, 116–126.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & Mcardle, B.H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, **9**, 683–693.
- Angelini, R. (1999). Ecossistemas e modelagem. Pompêo, M.L.M. (Ed). *Perspectivas na limnologia no Brasil*, São Luiz- MA: Gráfica e editora União. 189 pp.
- Araújo, A.F.B. (1991.) Structure of a white sand-dune lizard community of coastal Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **51**, 857-865.
- Araújo, A.F.B. (1992). Estrutura morfométrica de comunidades de lagartos de áreas abertas do litoral sudeste e Brasil central. Universidade de Campinas, Campinas. pp.191.
- Barracough, T.G. & Vogler, A.P. (2002). Recent Diversification Rates in North American Tiger Beetles Estimated from a Dated mtDNA Phylogenetic Tree. *Molecular Biology Evolution*, **19**, 1706–1716.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J. Vegetation Science*, **16**, 533–540.
- Brandt, R., & Navas, C.A. (2011). Life-history evolution on Tropidurinae lizards: influence of lineage, body size and climate. *Plos One*, **6**, 1012038475.

- Brattstrom, B.H. (1965). Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist*, pp.376–422.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Da Fonseca, G.A., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F. & Rodrigues, A.S. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, **313**, 58–61.
- Bush, M.B., & Oliveira, P.E.D. (2006). The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica*, **6**, 100–110.
- Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H. (2009). Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *Plos One*, **4**, 5695.
- Cadotte, M.W., Cardinale, B. J., & Oakley, T.H. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 17012–17017.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.
- Chalcraft, D.R., & Reserits J.R. (2003). Predator identity and ecological impacts: functional redundancy or functional diversity? *Ecology*, **84**, 2407–2418.
- Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A., Gaston, K.J., Petchey O.L. (2009). Including intra specific variability in functional diversity. *Ecology*, **90**, 81–89.
- Colli, G.R., Bastos, R.P., & Araujo, A.F. (2002). The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. Colli, G.R., & Bastos, R.P. (eds). *In. The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*, pp. 223–241.
- Colli, G.R., Caldwell, J.P., Costa, G.C., Gainsbury, A.M., Garda, A.A., Mesquita, D.O., Filho, C.M.M., Soares, A.H.B., Silva, V.N., Valdujo, P.H., Vieira, G.H.C., Vitt, L.J., Werneck, F.P., Wiederhecker, H.C. & Zatz, M.G. (2003b). A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in central Brazil. *Museum Naturale History*, **14**, 1–14.
- Colli, G.R., Costa, G.C., Garda, A.A., Kopp, K.A., Mesquita, D.O., Petres, A.K., JR, Valdujo, P.H., Vieira, G.H.C. & Wiederhecker, H.C. (2003a). A critically endangered new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from a Cerrado enclave in southwestern Amazonia, Brazil. *Herpetologica*, **59**, 76–88.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B & Hubbell, S.P. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666–669.
- Costa, G.C., Mesquita, D.O., Colli, G.R., & Vitt, L.J. (2008 a). Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *The American Naturalist*, **172**, 868–877.

- Costa, G.C., Vitt, L.J., Pianka, E.R., Mesquita, D.O. & Colli, G.R. (2008 b). Optimal foraging constrains macroecological patterns: body size and dietary niche breadth in lizards. *Global Ecology and Biogeography*. *Global Ecol. Biogeogr*, **17**, 670–677.
- Crnobrnja-Isailovic, J., Aleksic, I., Bejakovic, D. (2005). Fluctuating asymmetry in *Podarcis muralis* populations from Southern Montenegro: detection of environmental stress in insular populations. *Amphibia-Reptilia*, **26**, 149–158.
- Da Silva, J.M.C., & Bates, J.M. (2002). Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience*, **52**, 225–234.
- Da Silva, N.J., & Sites, J.W. (1995). Patterns of diversity of neotropical squamate reptile species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Conservation Biology*, **9**, 873–901.
- Daly, H.E., Farley, J. (2004). *Ecological Economics: principles and applications*. Island Press, Washington, DC. pp.505.
- Darwin, C. (1859). *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London, U.K. pp. 462.
- De Bello, F., Lavorel, S., Albert, C.H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J. & Lepš, J. (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 163–174.
- De Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H., Bardgett, R.D. & Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2873–2893.
- De Queiroz, F.A. (2009). Impactos da sojicultura de exportação sobre a biodiversidade do Cerrado. *Sociedade & Natureza*, **21**, 193–209.
- De Victor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., & Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology letters*, **13**, 1030–1040.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. (2012). InfoStat Group, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacioal de Córdoba, Argentina. Available in: <http://www.infostat.com.ar>.
- Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). *in: Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Cambridge, MA. pp. 342–444
- Díaz, S., & M. Cabido. (2001). Vive La différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 646–655.
- Díaz, S.A, Purvis A., Cornelissen, J.H. C., Mace, G. M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P. & Pearse, W.D., (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, **3**, 2958–2975

- Diniz-Filho J.A.F., & Torres, N.M. (2002). Phylogenetic comparative methods and the geographic range size - Body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evol Ecology*, **16**, 351–367.
- Dobson, F.S., & Michener, G.R. (1995). Maternal traits and reproduction in Richardson's ground squirrels. *Ecology*, **76**, 851–862.
- Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. *American Scientist*, **38**, 209–221.
- Edwards, S., Tolley, K.A., Vanhooydonck, B., Measey, G.J., & Herrel, A. (2013). Is dietary niche breadth linked to morphology and performance in Sandveld lizards *Nucras* (Sauria: Lacertidae)?. *Biological Journal of the Linnean Society*, **110**, 674–688.
- Ernst, R., Linsenmair, K.E. & Rodel, M.O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biology Conservation*, **133**, 143–155.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biology Conservation*, **61**, 1–24.
- Faith, D.P., Minchin, P.R., & Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetation*, **69**, 57–68.
- Fischer, R.A., Corbert, A.S. & Williams, C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal Animal Ecology*, **12**, 42–58.
- Fitzhugh, K. (2013). Defining ‘Species,’ ‘Biodiversity,’ and ‘Conservation’ by Their Transitive Relation, the Species Problem - Ongoing Issues, pp. 95-130.
- Flynn, D.F., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M.I., & Naeem, S. (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, **92**, 1573–1581.
- França, F.G., Mesquita, D.O., Nogueira, C.C., & Araújo, A.F. (2008). Phylogeny and ecology determine morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Journal Information*, **1**, 10–28.
- França, F.G.R., Araújo, A.F.B. (2007). Are there co-occurrence patterns that structure snake communities in Central Brazil? *Brazilian Journal of Biology*, **67**, 33–40.
- Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological conservation*, **126**, 131–140.
- Freckleton, R.P. & Jetz, W. (2009) Space versus phylogeny: disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. *Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences*, **276**, 21–30.
- Fry, B.G., Vidal, N., Van Der Weerd, L., Kochva, E., A., & Renjifo, C. (2009). Evolution and diversification of the Toxicofera reptile venom system. *J. Proteomics*, **72**, 127–136.

- Gainsbury, A.M., & Colli, G.R. (2003). Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. *Biotropica*, **35**, 503–519.
- Gaston, K.J. (2005). Biodiversity and extinction: species and people. *Progress in Physical Geography*, **29**, 239–247.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Greenwood, J.J., Gregory, R.D., Quinn, R.M., & Lawton, J.H. (2000). Abundance–occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 39–59.
- Gauthier, J.A., Kearney M., Maisano, J.A., Rieppel, O., & Behlke, A.D.B. (2012). Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **53**, 3–308.
- Gentry, A.H. (1988). Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **85**, 156–159.
- Gittleman, J.L., & KOT, M. (1990). Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Syst. Zool.*, **39**, 227–241.
- Glasser, W.G., Barnett, C.A., Muller, P.C., & Sarkanen, K.V. (1983). The chemistry of several novel bioconversion lignins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **31**, 921–930.
- Gotelli, N.J., & Graves, G.R. (1996). *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, U.S.A. 450pp.
- Gotelli, N.J., & MCCABE, D.J. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond’s assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091–2096.
- Hackathon, R., Olker, B., Butler, M., Cowan, P., Vienne, D., Eddelbuettel, D., Holder, M., Jombart, T., Kembel, S., Michonneau, F., Orme, D., O’Meara, B., Paradis, E., Regetz, J., & Zwickl, D (2014). Phylobase. Base package for phylogenetic structures and comparative data. R package version 1.17-1. available in : <http://cran.r-project.org/web/packages/phylobase/phylobase.pdf>
- Haddrath, O., & Baker, A.J. (2001). Complete mitochondrial DNA genome sequences of extinct birds: ratite phylogenetics and the vicariance biogeography hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **268**, 939–945.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131–137.
- Hardy O.J., & Senterre, B. (2007). Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, **95**, 493–506.
- Harmon, L.J., Schulte, J.A, Larson, A., Losos, J.B. (2003) Tempo and Mode of Evolutionary radiation in Iguanian Lizards. *Science*, **301**, 961–964.
- Helmus, M.R., Savage, K., Diebel, M.W., Maxted, J.T., & Ives, A.R. (2007). Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, **10**, 917–925.

- Hooper, D.U., & Vitousek, P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1302–1305.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, A. H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., & Wardle, D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ. Press, 320pp.
- Hurlbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**, 577–586.
- Hutchinson, G.E., & MacArthur, R.H. (1959). A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *Am. Nat.*, **93**, 117–125.
- Jombart, T., & Dray S. (2008). Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. Disponível em: <http://cran.r-project.org/web/packages/adephylo/index.html>
- Kembel, S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Cornwell W.K., Morlon H., Ackerly D.D., Blomberg S.P., & Webb C.O. (2010). Picante: {R} tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Klink, C.A., & Machado, R.B. (2005). A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, **1**, 147–155.
- Klink, C.A., Macedo, R.H., & Mueller, C.C. (1995). De grão em grão o Cerrado perde espaço. WWF-Brasil.
- Kraft, N.J., Valencia, R., & Ackerly, D.D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580–582.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Lambert, S.M., & Wiens, J. J. (2013). Evolution of viviparity: a phylogenetic test of the cold-climate hypothesis in phrynosomatid lizards. *Evolution*, **67**, 2614–2630.
- Lavorel, S., & Garnier E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Lee, T.M., & Jetz, W. (2008). Future battlegrounds for conservation under global change. *Proc. R. Soc. London B*, **275**, 1261–1270.
- Leibold, M.A., & Mcpeek, M.A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**, 1399–1410.
- Losos, J.B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology*, **10**, 995–1121.

- Loyola, R.D., & Lewinsohn, T.M. (2009). Diferentes abordagens para a seleção de prioridades de conservação em um contexto macro-geográfico. *Megadiversidade*, 5, 27–42.
- Maddison, W.P., & Maddison, D.R. (2001). A modular system for evolutionary analysis. download em: <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html>.
- Madritch, M.D., & Hunter, M.D. (2003). Intraspecific litter diversity and nitrogen deposition affect nutrient dynamics and soil respiration. *Oecologia*, **136**, 124–128.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford, 256 pp.
- Magurran, A.E., & Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement* Princeton: Princeton university press, 168 pp.
- Marques, D. F., Santos, F.A., Silva, S.S., Sampaio, I., & Rodrigues, L.R.R. (2013). Cytogenetic and DNA barcoding reveals high divergence within the traíra, *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) from the lower Amazon River. *Neotropical ichthyology*, **11**, 459–466.
- Martins F.R., & SantoS, F.A.M. (1999). Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Revista Holos, Campinas-SP. pp 236–267.
- Mason, N.W.H., Macgillivray, K., Steel, J.B., & Wilson, J.B. (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 571–578.
- Mc Gill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & M. Westoby. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- Melo, A. S. (2008). What do we win ‘confounding’ species richness and evenness in a diversity index? *Biota Neotropica*, **8**, 021–027.
- Mendes, R.S., Evangelista, L.R., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., & Gomes, L.C. (2008). A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography*, **31**, 450–456.
- Menin, M. (2005). Padrões de distribuição e abundância de anuros em 64 km² de floresta de terra-firme na Amazônia Central. Tese de Doutorado. 116ff. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas).
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., & Vitt, L.J (2007). Ecological release in lizards assemblages of neotropical savannas. *Oecologia* , **153**, 185–195
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., França, F.G., & Vitt, L. J. (2006). Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Journal Information*, **2006**, 15–27.
- Moran, P.A.P. (1948). The interpretation of statistical maps. *J. Roy. Stat.Soc. B.*, **10**, 243–251.
- Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N.W.H., Tomasini, J.A., & Mouillot, D. (2008). Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, **117**, 794–800.

- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 743–756.
- Myers, N., Mittermeyer, R.A., Mittermeyer, C.G., Fonseca, G. A., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.
- Nogueira, C., Colli, G.R., Costa, G.C., & Machado, R.B. (2010). Diversidade de répteis Squamata e evolução do conhecimento faunístico no Cerrado. Diniz, I.R., Marinho-Filho, J., Machado, R.B., & Cavalcanti, R.B. (eds). *In: Cerrado: conhecimento científico quantitativo como subsídio para ações de conservação*. Editora UnB, Brasília, p. 333–375.
- Nogueira, C., Ribeiro, S., Costa, G.C. & Colli, G. R. (2011). Vicariance and endemism in a neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, **38**, 1907–1922.
- Nogueira, C., Valdujo, P.H., França, F.G.R. (2005). Habitat variation and lizard diversity in a Cerrado area of Central Brazil. *Stud. on Neotr. Fauna and Environment*, **40**, 105–112.
- Norberg, J., Swaney, D.P., Dushoff, J., Lin, J., Casagrandi, R. & Levin, S.A. (2001). Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 11376–11381.
- Noss, R.F. (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology*, **4**, 355–354.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P. O'hara, R.G., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., & Wagner, H. (2010). The vegan package. *Community ecology package*.
- Oliveira-Filho, A.T., & Ratter, J.A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. P.S. Oliveira-Filho, A.T., & R.J. Marquis (ed). *In: The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical Savanna* Columbia University Press, New York. pp. 91–120.
- Ostling, A. (2005). Ecology: Neutral theory tested by birds. *Nature*, **436**, 635–636.
- Oufiero C.E., Gartner G.E., Adolph S.C., Garland T.J.R. (2011). Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution*, **65**, 3590–607.
- Paula, A. (2012). Estrutura e dinâmica de uma comunidade de anuros no hotspot de biodiversidade do Cerrado. 2012. 71 ff., Dissertação de Mestrado em Biologia Animal. Universidade de Brasília, Brasília.
- Pavoine, S. Vela, E., Gachet, S., Be Lair, G., & Bonsall, M.B. (2011). Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, **99**, 165–175.

- Pavoine, S., Dufour, A.B., & Chessel, D. (2004). From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology*, **228**, 523–537.
- Pavoine, S., Ollierb, S., Pontiera, D., CHESSELA, D. (2007). Testing for phylogenetic signal in phenotypic traits: New matrices of phylogenetic proximities. *Theoretical Population Biology*, **73**, 79–91.
- Pavoine, S., Sébastien, O., & Dufour, A.B. (2005). Is the originality of a species measurable? *Ecology Letter*, **8**, 579–586.
- Petchey, O.L., & Gaston, K. J. (2002). Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letter*, **5**, 402–411.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letter*, **9**, 741–758.
- Petchey, O.L., Evans, K.L., Fishburn, I.S., & Gaston, K.J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *J. Anim. Ecol.*, **76**, 977–998.
- Petchey, O.L., Hector, A., Gaston, K.J. (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, **85**, 847–857.
- Petchey, O.L., O’Gorman, E.J., & Flynn, D.F. (2009). A functional guide to functional diversity measures. *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing an ecological and economic perspective*, pp. 49-60.
- Pianka, E. R. (1986). *Ecology and Natural History of Desert Lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton. Princeton University Press. 208 p.
- Polis, G.A., & Strong, D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, **1**, 813–846.
- Powney, G.D., Grenyer, R., Orme, C.D.L., Owens, I.P.F., & Meiri, S. (2010). Hot, dry and different: Australian lizard richness is unlike that of mammals, amphibians and birds. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 386–396.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2001). The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc. Biol. Science*, **268**, 2383–2389.
- Prosdocimi, F. (2003). *Análise dos genes mais expressos e do status atual do transcriptoma de Schistosoma mansoni utilizando ferramentas de bioinformática*. Dissertação (mestrado), Programa de pós-graduação em Genética, 119f. Universidade Federal de Minas Gerais, MG.
- Pu. Z., POonim, D., Tanj, J., & Jiang, L. (2014). Phylogenetic diversity stabilizes community biomass. *Journal Plantae Ecology*, **1**, 1–16.
- R Development Core Team. (2009). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna Austria: R Foundation for Statistical Computing.

- Rabosky, D.L. (2009). Heritability of Extinction Rates Links Diversification Patterns in Molecular Phylogenies. *Systematic biology*, **58**, 629–640.
- Rabosky, D.L., Cowan, M.A., Talaba, A.L., & Lovette, I.J. (2011). Species interactions mediate phylogenetic community structure in a hyperdiverse lizard assemblage from arid Australia. *The American Naturalist*, **178**, 579–595.
- Rabosky, D.L., Slater, G.J., & Alfaro, M.E. (2012). Clade age and species richness are decoupled across the eukaryotic tree of life. *Library of Science*, **10**, 100–138.
- Rao, C.R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients-a unified approach. *Theoretical Population Biology*, **21**, 24–43.
- Reserits, W.J., & Chalcraft, D.R. (2007). Functional diversity within a morphologically conservative genus of predators: implications for functional equivalence and redundancy in ecological communities. *Functional ecology*, **21**, 793–804.
- Reusch, T.B.H., Ehlers, A., Hammerli, A., & Worm, B. (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *P. Natl. Acad. Sci*, **102**, 2826–2831.
- Revell, L.J., Harmon, L.J., Collar, D.C. (2008). Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *Syst Biol*, **7**, 591–601.
- Ricklefs, R.E. (2010). Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *PNAS*, **107**, 1265–1272.
- Ricotta, C. (2005a). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 479–486.
- Ricotta, C.A. (2005b). Additive partitioning of Raos quadratic diversity: a hierarchical approach. *Ecol. Model.*, **183**, 365–371.
- Rodrigues, G.B. (2014). Padrões de diversidade (riqueza, filogenética e funcional) de quelônios continentais da América do Sul, seus processos geradores e suas consequências para a conservação. Dissertação (Mestrado em Ecologia). 64f. Programa de Pós-graduação em Ecologia. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília.
- Roy, K., Jablonski, D., & Valentine, J. W. (2000). Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **267**, 293–299.
- Safi, K., Cianciaruso, M.V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K., & Diniz-Filho, J.A.F. (2011). Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2536–2544.
- Santos, C.M.D., & Calor, A.R. (2008). Using the logical basis of phylogenetics as the framework for teaching Biology. *Papéis avulsos de Zoologia. Ciência & Ensino*, **48**, 199–211.
- Santos, C.M.D., & Klassa, B. (2012). Sistemática filogenética hennigiana: revolução ou mudança no interior de um paradigma? *Scientiæ Zudia*, **10**, 593–612.

- Santos, N.B.F., Júnior-Ferreira, L.G., Ferreira, N.C., (2011). Padrões de distribuições espaciais e temporais de temperaturas associados ao bioma Cerrado. *Mercator*, **10**, 189–204.
- Sarkar, S. (2002). Postmodernims and biodiversity conservation. *Conservation Biology*, **10**, 305–306.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, **80**, 469–484.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949). The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press. pp. 117.
- Shapiro, M.D., Shubin, N.H., & Downs, J.P., (2007). Limb Diversity and Digit Reduction in Reptilian Evolution. HALL, B. K. (Ed.). *In: Evolution, Development, and Transformation*. Chicago: The University of Chicago Press, **14**, 225–245.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 680–688.
- Sobral, F.L., & Cianciaruso, M.V. (2012). Estrutura filogenética e funcional de assembleias:(re) montando a Ecologia de Comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience, Journal*, **28**, 1–14.
- Steele, C. M. (1997). A threat in the air: How stereotypes shape intellectual identity and performance. *American psychologist*, **52**, 600–613.
- Strauß, A., Reeve, E., Randrianiaina, R.D., Vences, M., & Glos, J. (2010). The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *Ecology*, **10**, 1–12.
- Symstad, A. J. (2000). A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, **81**, 99–109.
- Tang, J., Pecka, J.L., Fritzsche, B., Beisel, K.W., & He, D.Z. (2013). Lizard and Frog Prestin: Evolutionary Insight into Functional Changes. *Plos One*, **8**, 54388.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79–92.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. Levin, S.A. (ed). *In: Encyclopedia of biodiversity*. San Diego: Academic Press, pp.109–120.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1300–1302.
- Townsend, T.M., Mulcahy, D.G., Noonan, B.P., Sites J.R., Kuczynski, C.A., Wiens, J.J., Reeder, T.W. (2011). Phylogeny of Iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **61**, 363–380.

- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., & Yli-halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241–244.
- Van Buuren, S., Boshuizen, H.C., & Knook, D.L. (1999). Multiple imputation of missing blood pressure covariates in survival analysis. *Statistics in medicine*, **18**, 681–694.
- Van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, **99**, 377–389.
- Vane-Wright, R.I., Humphries, C.J., & Williams, P.H. (1991). What to protect - systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, **55**, 235–54.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O., & Gering, J.C. (2002). The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, **99**, 3–9.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.
- Vitt L.J, Pianka E.R., (2005) Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proc Natl Acad Sci*, **102**, 7877–7881.
- Vitt, L. J. (2000). Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics. *Herpetological Monographs*, **14**, 388–400.
- Vitt, L.J. (1990). The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **37**, 107–123.
- Vitt, L.J., & Blackburn, D.G. (1991). Ecology and life history of the viviparous lizard *Mabuya bistrata* (Scincidae) in the Brazilian Amazon. *Copeia*, **1**, 916–927.
- Vitt, L.J., Colli, G.R., Caldwell, J.P., Mesquita, D.O., Garda, A.A., & França, F.G. (2007). Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, **41**, 654–663.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., Cooper J.R, & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, **162**, 44–60.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, **2**, 95–113.
- Watson, J.D. (2005). *DNA: O segredo da vida*. São Paulo: Companhia das Letras. pp.18–19.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., Mcpeek, M.A., & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst*, **33**, 475–505
- Werneck, F. P.(2006b). Biogeografia e estrutura da comunidade de lagartos dos enclaves de floresta estacional decidual de São Domingos-GO (Vale do Paraná). Dissertação (Mestrado em Ecologia). 123f. Universidade de Brasília, Brasília.

- Werneck, F.P., & Colli, G.R. (2006a). The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography*, **33**, 1983–1992.
- Werner, E.E., Skelly, D.K., Relyea, R.A., & Yurewicz, K.L. (2007). Amphibian species richness across enviromental gradients. *Oikos*, **116**, 1697–1712.
- Whittaker, R.J., Nogués-Bravo, D., & Araújo, M.B. (2007). Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 76–89.
- Wiens, J.J., & Graham, C.H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 519–539.
- Wiley, E.O., & Lieberman, B.S. (2011). *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics*. Published by John Wiley & Sons. Inc., 2^a edição. Hoboken, New Jersey, U.S.A.
- Woinarski, J.C.Z., Fisher, A., & Milne, D. (1999). Distribution patterns of vertebrates in relation to an extensive rainfall gradient and variation in soil texture in the tropical savannas of the Northern Territory, Australia. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 381–398.

