

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA

CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA

DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

**A estrutura de taxocenose de lagartos em uma região
de Caatinga no Piauí, Nordeste Brasileiro. A influência
de fatores históricos e ecológicos**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

LUCAS BARBOSA DE QUEIROGA CAVALCANTI

João Pessoa - PB, Março de 2014

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA

CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA

DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

**A estrutura de taxocenose de lagartos em uma região
de Caatinga no Piauí, Nordeste Brasileiro. A influência
de fatores históricos e ecológicos**

Aluno:

LUCAS BARBOSA DE QUEIROGA CAVALCANTI

Orientadores:

Dr. DANIEL OLIVEIRA MESQUITA

Dr. ADRIAN ANTONIO GARDA

Dissertação a ser apresentada para obtenção
do título de mestre no Programa de pós
graduação em Ciências Biológicas
(Zoologia) da Universidade Federal da
Paraíba Campus I.

João Pessoa - PB, Março de 2014

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

C376e Cavalcanti, Lucas Barbosa de Queiroga.

A estrutura de taxocenose de lagartos em uma região de Caatinga no Piauí, Nordeste brasileiro. A influência de fatores históricos e ecológicos / Lucas Barbosa de Queiroga Cavalcanti. - João Pessoa, 2014.
88 f. : il.

Orientação: Daniel Oliveira Mesquita.
Coorientação: Adrian Antonio Garda.
Dissertação (Mestrado) - UFPB/CCEN.

1. Caatinga - lagartos neotropicais. 2. lagartos neotropicais - fatores históricos. 3. lagartos neotropicais - dieta. 4. Squamata. 5. Microhabitat. 6. Morfometria. I. Mesquita, Daniel Oliveira. II. Garda, Adrian Antonio. III. Título.

UFPB/BC

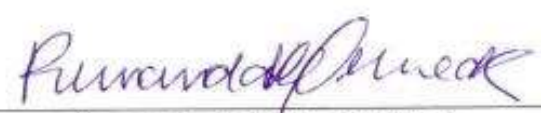
CDU 581.9:598.11(043)

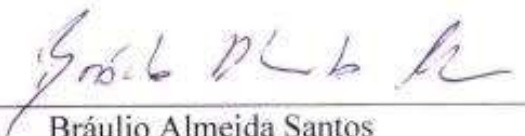
**Ata 240^a da Apresentação e Banca de Defesa
de Dissertação do Mestrando Lucas Barbosa
de Queiroga Cavalcanti.**

Aos vinte e sete dias do mês de fevereiro de dois mil e quatorze, na Sala de Aula do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Exatas e da Natureza da Universidade Federal da Paraíba, reuniu-se, em caráter de solenidade pública, às 14:00 horas, a banca examinadora do mestrando **Lucas Barbosa de Queiroga Cavalcanti**, composta pelos seguintes professores doutores: Adrian Antonio Garda (UFRN), Bráulio Almeida Santos (UFPB) e Fernanda de Pinho Werneck (INPA), sendo a participação desta última na modalidade de vídeoconferência. O orientador do aluno, Dr. Daniel Oliveira Mesquita, estando afastado do país, também acompanhou a sessão de defesa por meio de vídeoconferência. Compareceram à solenidade, além do candidato e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, o senhor coordenador, Professor Ricardo de Souza Rosa, fez a abertura da sessão, apresentando o candidato **Lucas Barbosa de Queiroga Cavalcanti**. Em seguida, fez a apresentação da banca examinadora e passou a presidência da sessão para o Prof. **Adrian Antonio Garda** que, concomitantemente, como segundo orientador do aluno, assumiu a posição de Presidente da sessão que, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra ao mestrando **Lucas Barbosa de Queiroga Cavalcanti**, candidato ao grau de Mestre em Ciências Biológicas, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito do tema “Estrutura da taxocenose de lagartos em uma região de Caatinga, Nordeste do Brasil: a influência de fatores históricos, ecológicos e estrutura vegetacional”. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o candidato foi a seguir argüido pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito **APROVADO**. Perante a aprovação, declarou-se o candidato **Lucas Barbosa de Queiroga Cavalcanti**, legalmente habilitado a receber o grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia. Nada mais havendo a tratar eu, Adrian Antonio Garda, como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

João Pessoa, 27 de fevereiro de 2014.


Adrian Antonio Garda
(Co-orientador)


Fernanda de Pinho Werneck
(Titular)


Bráulio Almeida Santos
(Titular)

Agradecimentos

Aos meu orientadores Profs. Daniel Oliveira Mesquita e Adrian Antonio Garda pela excelente orientação, oportunidades, apoio e amizade.

Ao CNPq e CAPES pelo suporte financeiro deste trabalho e ao IBAMA e ICMBIO/PARNA Serra da Capivara (e todos seus funcionários) pela licença de coleta e liberação do trabalho junto à logística, dos quais foram essenciais para o bom desempenho deste estudo.

Ao PPGCB (Zoologia) e os meus professores, muitos me acompanham desde a graduação, pelas oportunidades, aulas, ajudas e contribuições construtivas para minha formação.

A todos os professores e alunos das disciplinas de Biologia dos Répteis 2012, da graduação e da pós graduação, os quais também foram extremamente cruciais no desenvolvimento deste trabalho.

À minha namorada Talita, que sempre me apoiou (Inyë Tye Méla) e também à sua família.

À Dra. Fernanda Werneck e o Prof. Bráulio Santos, por aceitarem participar da banca examinadora e ajudar na construção deste trabalho de dissertação.

Aos companheiros e companheiras da Herpetologia, que são tantos que se eu for citar todos, precisarei criar outro capítulo, Em destaque, à Taís, Giselle e Anaïs, três pessoas de importância crucial para o desenvolvimento deste meu trabalho.

Aos meus familiares e a todos os meus amigos, que estão comigo nas melhores e piores horas, e me fazem uma pessoa melhor a cada momento.

Resumo

Este trabalho buscou investigar o papel dos fatores históricos e recentes na estrutura de uma taxocenose de lagartos neotropicais da Serra da Capivara, uma região semiárida na Caatinga do nordeste brasileiro. Não foi encontrada relação entre as características estruturantes do microhabitat e a distribuição das espécies de lagartos. As análises de modelos nulos indicaram que a média das sobreposições de nicho alimentar entre os pares de espécies de lagartos foi diferente do esperado ao acaso, sugerindo uma estrutura na taxocenose no nicho alimentar. Sugere-se que a ausência de segregação espacial e associação das espécies ao microhabitat seja devido ao clima e a homogeneidade do habitat. O nicho alimentar e morfológico foram influenciados por fatores históricos, com a filogenia explicando a maior parte da variação dos dados. Uma parte significativa desta variação é representada na divergência das linhagens basais (Gekkota/Scincomorpha/Iguania), mas também em famílias específicas como Gymnophthalmidae. Estas segregações influenciam o comportamento e os modos de forrageios destes lagartos. Finalmente, estes resultados são bastante similares aos encontrados em outras taxocenoses de lagartos em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (STDFs) e savanas de Cerrado, o que pode ser um ponto de início de discussões sobre a relação destas formações vegetacionais com a Caatinga.

Keywords: caatinga, historical factors, squamata, diet, microhabitat, morphometry

Abstract

We assessed the roles of historical and recent factors on the structure of a Neotropical lizard community from Serra da Capivara, in the semiarid Caatinga of north-eastern Brazil. We found no correlation between microhabitat variables and species distribution patterns. Null model analyses indicated that mean trophic niche overlap was different than expected by chance, indicating a community structured along the trophic niche axis. We suggest that the lack of spatial niche segregation and species association may be related to current environmental conditions, such as habitat homogeneity and climatic variables. Morphological and dietary niches were influenced by historical factors, with phylogeny accounting for most of the variation in our data. Most of the variation is accounted for by the divergence of basal lineages (Gekkota/Scincomorpha/Iguania), but also conspicuous in specific families such as Gymnophthalmidae. These segregations influence behaviour and foraging modes of the given clades. Finally, these results are quite similar to those found for lizard communities in Seasonal Tropical Dry Forests (STDFs) and Cerrado savannahs, which can be a starting point to discuss about the relationship between these formations to Caatinga domain.

Keywords: caatinga, fatores históricos, squamata, dieta, microhabitat, morfometria

ÍNDICE:

Capítulo 1

Ausência de associação entre a estrutura do habitat e a distribuição e abundância de uma taxocenose de lagartos numa região semiárida do Brasil. Um efeito da homogeneidade do habitat, interações ou condições climáticas?

<u>Introdução</u>	<u>01</u>
<u>Materiais e Métodos</u>	<u>06</u>
<u>Resultados</u>	<u>11</u>
<u>Discussão</u>	<u>12</u>
<u>Bibliografia</u>	<u>18</u>
<u>Figuras e Tabelas</u>	<u>27</u>

Capítulo 2

O papel de fatores históricos na estrutura de taxocenose de lagartos numa região semiárida do Brasil. Um padrão para taxocenoses de florestas secas?

<u>Introdução</u>	<u>34</u>
<u>Materiais e Métodos</u>	<u>38</u>
<u>Resultados</u>	<u>44</u>
<u>Discussão</u>	<u>47</u>
<u>Bibliografia</u>	<u>57</u>
<u>Figuras e Tabelas</u>	<u>67</u>

Apêndices

Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil

(artigo publicado no periódico Check List, em 2014)

Ausência de associação entre a estrutura do habitat e a distribuição e abundância de uma taxocenose de lagartos numa região semiárida do Brasil. Um efeito da homogeneidade do habitat, interações ou condições climáticas?

Cavalcanti, Lucas B.¹, Q. Sauvagere, Anaïs¹, Costa, Taís, B.¹, Pessoa, Giselle N.¹, Garda, Adrian A.², Mesquita, Daniel O.¹

¹Universidade Federal da Paraíba, Campus I, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Departamento de Sistemática e Ecologia, Laboratório de Herpetologia, Cidade Universitária. CEP 58059-000, João Pessoa – PB, Brasil.

²Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Departamento de Botânica, Ecologia e Zoologia, Laboratórios de Anfíbios e Répteis – LAR, Campus Universitário, Lagoa Nova. CEP 59078-900, Natal, RN, Brasil.

Introdução:

Há mais de cinco décadas, cientistas buscam explicar que fatores são determinantes na manutenção, organização e composição das comunidades biológicas. Este investimento ao longo dos anos permitiu a descoberta de uma gama de variáveis ecológicas que podem explicar padrões em comunidades, tais como: dimensão espacial do habitat (e.g., Bender et al., 1998), interações interespecíficas, como competição e predação (e.g., Pianka, 1973; Hardin, 1960), colonização vs. extinção (e.g., MacArthur, 1967), sucessão ecológica (e.g., Pielou, 1966), estrutura do habitat (e.g., Gorman e Karr, 1978), características climáticas como pluviosidade e temperatura (e.g., Carey e Alexander, 2003), entre outros. Foi com base no conhecimento destas características, que se tornou possível a elaboração de muitas hipóteses e conceitos clássicos da

ecologia que possuem diversas aplicabilidades até os dias atuais, como a “Teoria de Biogeografia de Ilhas”, o “Princípio da Exclusão Competitiva”, o conceito de “resiliência ecológica”, entre outros (Gunderson, 2000; MacArthur, 1967; Hardin, 1960). Um exemplo desta aplicabilidade (neste caso, para conservação) é a influência da perda e fragmentação de habitat nas comunidades biológicas. Sabe-se que em muitos casos, o tamanho das manchas de habitat está positivamente relacionado com a riqueza e abundância das espécies da comunidade (Andren, 1994; Debinski e Holt, 2000; Stuart et al., 2004). No entanto, ainda que diversas teorias e hipóteses sejam baseadas nestas características, existem relatos (principalmente em estudos locais) de comunidades que respondem de maneira diferente (Fahrig, 2003). Ainda utilizando o exemplo de fragmentação, existem casos onde a fragmentação possui efeitos positivos na diversidade e abundância de espécies (Fahrig, 2003). Com isto, ainda que muitas destas hipóteses possuam estudos posteriores corroborando suas proposições, a abordagem em nível local destes fatores ecológicos que afetam as comunidades pode contribuir substancialmente para delinear os reais limites e efeitos dos mesmos em diferentes escalas ecológicas.

A estrutura do habitat (ou heterogeneidade do habitat) é um destes fatores ecológicos que possui associação direta com a diversidade e estrutura das comunidades, é amplamente estudado e pode ser avaliado em diferentes escalas (Kerr e Packer, 1997; Tews et al., 2004; Whittingham e Evans, 2004). Acredita-se que em habitats com uma estrutura mais complexa, exista uma maior gama qualitativa de nichos, permitindo diferentes maneiras de exploração dos recursos e consequentemente possibilitando uma maior diversidade de espécies (Bazzaz, 1975; Pianka, 1969; Ricklefs, 2010). Um exemplo clássico da complexidade estrutural e a sua relação com a diversidade de espécies foi de suma importância na definição de hipóteses ecológicas para explicar a

alta diversidade de espécies em florestas tropicais e recifes de corais (Connell, 1978). Uma destas hipóteses, a hipótese do distúrbio intermediário, sugere que a alta diversidade destes ecossistemas pode ser explicada porque eles se mantêm num estado de não equilíbrio, ocasionado por distúrbios ambientais de grau intermediário em frequência e intensidade (Connell, 1978). Isto permitiria variações nas características do habitat, promovendo uma coexistência estável entre as espécies de diferentes graus de sucessão ecológica, aumentando assim a diversidade regional do ambiente (Connell, 1978; Molino e Sabatier, 2001). As características que delimitam essa heterogeneidade podem ser inúmeras, mas uma das principais medidas de complexidade do habitat é a estrutura física da vegetação (Tews et al., 2004). Sabe-se que em algumas comunidades vegetais, o estágio de sucessão que apresenta maior complexidade na estrutura vegetacional é aquele que permite a coexistência entre espécies tolerantes e intolerantes à baixa exposição solar, implicando numa maior quantidade de habitats disponíveis devido a variações verticais e horizontais na estrutura da vegetação (Bazzaz, 1975). A influência da estrutura do habitat é documentada em diferentes tipos de ambientes e em diversos graus para aves (Boecklen, 1986; Merriam e Freemark, 1986; Whittingham e Evans, 2004), mamíferos (Kerr e Packer, 1997; August, 1983), répteis (Garda et al., 2013; Vitt et al., 2007), anfíbios (Werner et al., 2007; de Paula, 2012), peixes (Gorman e Karr, 1978; Yeager et al., 2011), insetos (Banaskzak, 2000) e até mesmo invertebrados aquáticos (Harper et al., 1997).

Ainda que características ecológicas como a estrutura do habitat possam refletir a estruturação das comunidades e taxocenoses, não se pode desconsiderar os efeitos que a história evolutiva das espécies exerce nesta estrutura. Com o avanço dos métodos comparativos e a convergência entre estudos com base ecológica e filogenética na década de 90, foi possível observar divergências ecológicas marcantes entre os clados

de alguns grupos, e uma proximidade nos caracteres ecológicos entre espécies mais aparentadas (Losos, 1996; Webb, 2000; Cadle e Greene, 1993). Estas observações permitiram delimitar hipóteses de que certos padrões podem não ser apenas resultado de fatores recentes, mas sim da história evolutiva das espécies, de uma influência histórica. A partir destas proposições, foi possível constatar que os caracteres ecológicos observados em várias taxocenoses podem ser explicados principalmente pela influência de fatores históricos, intrínsecos da história evolutiva das espécies que as compõem, seja permitindo ou restringindo a coexistência das espécies (Colston et al., 2010; Vitt e Pianka, 2005; Helmus et al., 2010). Por exemplo, um estudo realizado com mais de 180 espécies de lagartos de quatro continentes demonstrou que os padrões de dieta atualmente observados nas espécies são um reflexo significativo de suas origens filogenéticas moldando o nicho alimentar das mesmas (Vitt e Pianka, 2005).

Para lagartos neotropicais, as características físicas do habitat parecem ser um importante indicador da estrutura de taxocenoses, visto que foram observadas fortes associações de variáveis estruturais de habitat e a captura de espécies de lagartos em diferentes regiões do Brasil (Cerrado e Amazônia, Garda et al., 2013; Vitt et al., 2007). Por exemplo, na Amazônia, a presença de cupinzeiros possui um forte papel na delimitação de microhabitat para determinadas espécies de lagartos (Garda et al., 2013), corroborando com resultados de estudos anteriores (Costa et al., 2008; Colli et al., 2006). No entanto, outros estudos com taxocenoses de lagartos neotropicais que testam um padrão de uso de recursos não randômico pela comunidade (em uma escala local, em florestas tropicais sazonalmente secas e no Cerrado) não encontraram um padrão de estruturação para uso de microhabitat (Mesquita et al., 2006; Werneck et al., 2009). Finalmente, a utilização de lagartos como modelos para estudos de estrutura do habitat em uma escala local é bastante interessante, visto que estes organismos tendem a ser

localmente abundantes, são relativamente fáceis de coletar e possuem um tamanho relativamente pequeno, quando comparados a outros vertebrados terrestres (Vitt et al., 2007).

Estudos que avaliam diretamente a estrutura de taxocenoses de lagartos na Caatinga são ainda incomuns (Rocha e Rodrigues, 2005; Vitt, 1995; Andrade et al., 2013) quando comparados com outras áreas da região Neotropical. Além disso, poucos destes consideram ou testam substancialmente os efeitos históricos na ecologia das espécies (e.g., Vitt, 1995). Um dos estudos pioneiros na Caatinga observou que ocorria uma segregação no uso de microhabitat e no nicho alimentar na taxocenose de lagartos e correlacionou isto a possível influência de fatores históricos (Vitt, 1995). No entanto, nenhum teste de hipóteses foi realizado. Mais recentemente, trabalhos executados em regiões distintas da Caatinga também observaram possíveis segregações de nicho entre as espécies de lagartos no uso de microhabitat. Em um estudo no Complexo de Dunas do São Francisco, observou-se que ocorre uma segregação e eletividade por determinados microhabitats para grande parte das espécies de lagartos, exceto para dois *Gymnophthalmidae* fossoriais, e atribui isto a restrições filogenéticas do grupo (Rocha e Rodrigues, 2005). Em outra região da Caatinga, foi encontrada uma baixa sobreposição de nicho no uso de microhabitat, sendo que esse foi considerado um fator relevante para explicar a co-ocorrência das espécies de lagartos desta taxocenose (Andrade et al., 2013). Todavia, ambos estudos apresentam uma ausência de testes de hipótese e pouca ou nenhuma consideração de efeito filogenético agindo nestes padrões. Com isto, a realização de estudos a fim de verificar a influência dos fatores que definem padrões no uso de recursos pelas espécies de lagartos inseridas nas comunidades na Caatinga é, além de recomendada, essencial.

No presente trabalho testou-se a hipótese de que as espécies da taxocenose de lagartos da Serra da Capivara variam em distribuição e abundância e que essa variação pode ser predita por características estruturais do habitat. Em conjunto, também foi testada a hipótese de que essa variação seria explicada por efeitos da história evolutiva das espécies que compõem a taxocenose de lagartos da Serra da Capivara.

Materiais e Métodos

Área de estudo—As Caatingas são um domínio vegetacional predominantemente encontrado no Nordeste brasileiro, que ocupa mais de 700.000 km². O clima é semi-árido, sazonal e irregular, onde a maior parte da precipitação ocorre durante três meses (Prado, 2003). A precipitação média é baixa, não passando dos 800 mm em cerca de metade da sua distribuição. A vegetação da Caatinga é xerofítica e xeromórfila, bastante espinhosa, onde as plantas possuem diversas adaptações à falta de recursos hídricos, e possuem vários tipos de formações com árvores, arbustos e, em algumas regiões, ocorrem várias espécies de cactáceas (Prado, 2003).

O presente estudo foi conduzido no Parque Nacional Serra da Capivara – PI (Figura 1). O PARNA Serra da Capivara é uma unidade de conservação federal de aproximadamente 92.000 ha localizada no estado do Piauí, nordeste do Brasil. O parque possui um perímetro pouco maior que 200 km e engloba quatro municípios principais: Coronel José dias, Brejo do Piauí, João Costa e São Raimundo Nonato. A temperatura média anual é de 28°C, e a precipitação anual média é de 689 mm. A vegetação predominante no parque é semiárida, de caatinga arbórea densa, com elementos arbustivos em solo arenoso. É comum no parque a presença de grandes afloramentos rochosos, os quais são cobertos por cactáceas e arbustos (Lemos, 2004). Existem

também formações onde ocorrem matas semidecíduas com um dossel alto, conhecidas regionalmente por “Boqueirões”. Estas formações ocorrem em cânions formados pelo espaço entre as bordas das chapadas do parque.

Coleta de dados – Foram instalados 37 conjuntos de armadilhas. Cada conjunto de armadilhas era separado do seguinte em 20m e composto por subconjuntos de: (1) armadilhas de interceptação e queda, (2) armadilhas de cola e (3) armadilhas de funil (funnel trap). As armadilhas de interceptação e queda eram compostas por quatro baldes de 30 litros, sendo um balde central e três baldes separados do central por cercas-guia de seis metros de lona plástica, em um formato de “Y” (Corn, 1994; Chechin e Martins, 2000). Em cada cerca-guia, foram colocadas armadilhas de funil (uma em cada lado), totalizando seis armadilhas de funil por conjunto de armadilha. Por fim, foram colocadas quatro armadilhas de cola em cada conjunto de armadilha, em diferentes microhabitats. Os conjuntos de armadilhas foram colocados em duas trilhas separadas (distanto cerca de 2 km) no parque (Figura 1), uma trilha contendo 18 conjuntos de armadilhas e outra contendo 19. As armadilhas foram checadas diariamente durante 30 dias (6 de Maio até 6 de Junho de 2012).

Os animais coletados foram mortos pela injeção letal de cloridrato de lidocaína 2%, preservados em formalina 4% por 48 horas, e armazenados em uma solução de álcool 70%. Todos os animais foram coletados de acordo com licenças de coleta emitidas pelos órgãos federais competentes a AAG (SISBIO # 33402-1) e TBC (SISBIO # 29550-2). Os animais foram depositados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB) e na Coleção Herpetológica do Laboratório de Répteis e Anfíbios da UFRN (CLAR-UFRN).

Variáveis estruturais do habitat – Em cada conjunto de armadilhas, foram mensuradas as seguintes variáveis estruturais de habitat: (1) proporção de exposição do solo, (2) proporção de vegetação rasteira, (3) cobertura de dossel, (4) número total de árvores, (5) número de troncos caídos, (6) número de cupinzeiros, (7) número de árvores por quadrat, (8) número de arbustos por quadrat, (9) distância da árvore mais próxima e (10) circunferência da árvore mais próxima. Foram consideradas árvores todas as plantas lenhosas com circunferência do caule maior ou igual a 10cm e altura maior que 120 cm a partir do chão. A medida de circunferência de árvores também foi utilizada para os troncos caídos. As variáveis 1, 2 e 3 foram mensuradas com o auxílio de um densiômetro, constituído de um quadrado de 50 x 50cm, subdividido em 25 quadrados de 10 x 10cm (Vitt et al., 2007). Os quadrados preenchidos com mais que 50% com a seguinte variável, eram contabilizados para gerar um valor percentual. Para as variáveis do solo, o densiômetro era sobreposto em cima do mesmo. Para cobertura de dossel, o densiômetro foi elevado a 1m da altura do solo. Este densiômetro foi colocado aleatoriamente três vezes em cada conjunto de armadilhas, e uma média foi calculada a partir dos valores obtidos. As variáveis 4, 5 e 6 foram mensuradas uma única vez por conjunto, dentro de um raio de 6m a partir do balde central. As variáveis 7, 8, 9 e 10 foram também calculadas três vezes, associadas aos arremessos do densiômetro. Em cada arremesso do densiômetro, uma vareta de 1m de comprimento foi colocada paralelamente ao chão, com uma de suas pontas no centro do densiômetro, e foi girada em seu próprio eixo 360° graus. Cada vez que a vareta tocava em alguma planta, esta última era contabilizada como arbusto ou árvore. As variáveis 9 e 10 foram mensuradas a partir da árvore mais próxima do centro do densiômetro.

Análises estatísticas – Para testar se houve diferença significativa nas variáveis ambientais entre os dois transectos amostrais, foi realizada uma análise de variância

multivariada (MANOVA) considerando os transectos como fatores, e em seguida, uma análise de componentes principais foi realizada para observar a formação de possíveis agrupamentos de pontos amostrais, com base nas variáveis de habitat. Estas análises foram realizadas no software R Project 3.0.2 (R Project Development Team, 2014). Para investigar se existe associação entre a captura das espécies de lagartos e as variáveis estruturais de habitat, foi realizada uma Análise de Correspondência Canônica (CCA), com base em duas matrizes. Uma matriz de espécies (dependente), contendo as armadilhas nas linhas e as espécies de lagartos nas colunas, onde cada célula possuía o valor bruto de indivíduos capturados no determinado conjunto para aquela espécie. A segunda matriz (preditora), de dados estruturais do habitat, continha as armadilhas também nas linhas, e as variáveis de habitat nas colunas, onde cada célula possuía o valor da variável de habitat para o determinado conjunto de armadilhas. O programa utilizado foi o CANOCO 4.5 (Ter Braak e Smilauer, 2002), com as seguintes configurações: “symmetric scaling”, “biplot scaling”, “species data not transformed” e “rare species downweighted”. Para o teste de permutação, foram realizadas 9999 replicações de Monte Carlo. Foram realizadas três análises desta, uma considerando a amostragem completa (os dois transectos juntos), e outras duas considerando cada transecto independentemente.

Para testar a possível influência histórica na estrutura da taxocenose, foi utilizada uma Ordenação Filogenética Canônica – CPO (Giannini, 2003), uma modificação da CCA. Neste caso, a matriz dependente continha as espécies nas linhas, as variáveis de habitat nas colunas e cada célula continha as médias ponderadas de cada variável de habitat para cada espécie de lagarto. A matriz preditora era uma matriz binária, composta pelas espécies nas linhas, e cada coluna representando um grupo monofilético (com base em hipóteses filogenéticas publicadas para o grupo), onde a

presença da espécie em determinado clado era representado com 1 e ausência com 0 (zero). Com isso, esta análise possibilita testar que grupos da matriz preditora (clados) melhor explicam a variação encontrada na matriz dependente, utilizando 9999 permutações de Monte Carlo por meio de uma CCA com seleção manual de variáveis. O programa utilizado foi o CANOCO 4.5 (Ter Braak e Smilauer, 2002), com as seguintes configurações: “symmetric scaling”, “biplot scaling” e “species data not transformed”. Foram criadas duas hipóteses filogenéticas para a taxocenose, ambas de recentes estudos filogenéticos para Squamata. Uma baseada em estudos fósseis e dados morfológicos (Gauthier et al., 2012) e outra baseada em marcadores moleculares (Pyron et al., 2013). Foram também utilizadas filogenias complementares para as relações de Teiidae (Giugliano et al., 2013). Dois cladogramas para as espécies da taxocenose foram criados para a taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara com base nestas hipóteses filogenéticas citadas para as espécies presentes na taxocenose (Figura 3).

Resultados

Foram capturados 345 indivíduos de 12 espécies de lagartos, pertencentes a 6 famílias (Figura 2). A média de espécies capturadas foi de $4,11 \pm 1,20$ espécies por conjunto de armadilhas (amplitude 2 – 7, N = 37). No transecto um, foram capturados 152 indivíduos das 12 espécies de lagartos. No transecto dois, foram capturados 193 indivíduos, de 10 espécies de lagartos dentre as 6 famílias foram capturadas. A análise de variância multivariada (MANOVA) demonstrou existirem diferenças significativas nos valores das variáveis estruturais de habitat entre os transectos (Wilk's Lambda = 0,46151; $F_{1,35} = 3,0336$; $P = 0,01114$; N = 37). A Análise de componentes principais para as variáveis estruturais do habitat revelou que os dois primeiros componentes principais explicam 40,2% da variação observada nas amostras. O primeiro componente principal é um aumento positivo da distância da árvore mais próxima (DAP), enquanto o segundo componente é um contraste entre o aumento do número de árvores (NAR), concomitante com a diminuição do número de troncos (NTR), número de arbustos por quadrat (NAB), e circunferência da árvore mais próxima (CAP). Os valores das médias e dos desvios padrões das variáveis estruturais de habitat estão demonstrados na Tabela 1, e as médias para cada ponto amostral dos dois primeiros componentes principais estão demonstrados na Figura 4.

A Análise de Correspondência Canônica (CCA) demonstrou que não existe associação significativa entre as variáveis estruturais de habitat e a captura de espécies na Serra da Capivara considerando os dois transectos (todos os eixos canônicos, $F = 2,795$; $P = 0,4110$), e o resultado foi semelhante mesmo quando se consideraram os transectos separados (Transecto 1: todos os eixos canônicos, $F = 1,741$; $P = 0,3264$; Transecto 2: todos os eixos canônicos, $F = 2,074$; $P = 0,2387$). Logo, não

existem preferências por características específicas do habitat na taxocenose de lagartos da Serra da Capivara.

As ordenações filogenéticas canônicas (CPO) não indicaram uma influência significativa dos efeitos filogenéticos ditando as relações das variáveis estruturais de habitat e a captura das espécies de lagartos da Serra da Capivara. O resultado foi semelhante para ambas filogenias propostas (Figura 3, Tabela 2). Os grupos que mais explicaram a variação total foram Teiidae e um de seus clados terminais, o gênero *Cnemidophorus* (explicando respectivamente 22,22% e 44,44% da variação total). Ainda assim, a contribuição de Teiidae não foi significativa ($P = 0,1916$) e no caso de *Cnemidophorus*, foi marginalmente significativa ($P = 0,0557$; para informações dos outros clados, ver Tabela 2). Isto indica que os fatores históricos não são preditores das preferências das espécies de lagartos por características estruturais do habitat na Serra da Capivara.

Discussão

A princípio, acreditava-se que na Caatinga, as taxocenoses de lagartos apresentam uma segregação de nicho no uso de microhabitat (Vitt, 1995; Andrade et al., 2013; Rocha e Rodrigues, 2005), e que esta variação estaria em parte atrelada a características históricas intrínsecas de determinadas espécies, como restrições filogenéticas na morfologia e hábitos de forrageio (Rocha e Rodrigues, 2005; Vitt, 1995). Entretanto, no presente estudo, não foram encontradas associações significativas entre as variáveis estruturais de habitat e as espécies de lagartos da Serra da Capivara. Este resultado difere bastante dos observados em taxocenoses de lagartos na Amazônia e no Cerrado com metodologia semelhante (Vitt et al., 2007; Garda et al., 2013). Em

ambos os estudos foram detectadas associações significativas entre as variáveis de habitat e a captura de lagartos, com várias espécies ligadas a características específicas do ambiente dentro de uma microescala de habitat. Além disso, a estruturação observada nesses dois trabalhos não apresentou influência histórica significativa. Por outro lado, estudos de taxocenoses de lagartos que testam padrões não randômicos no uso de recursos, mesmo que utilizando uma abordagem diferente, apresentaram resultados semelhantes aos observados na Serra da Capivara quanto ao uso de microhabitat em uma região de Cerrado e em uma floresta tropical sazonalmente seca (Mesquita et al., 2006; Werneck et al., 2009). Em ambos os estudos, não houve estrutura nos padrões de uso de microhabitat nas taxocenoses de lagartos, assim como também uma ausência de efeitos filogenéticos influenciando os padrões observados.

A inclusão dos efeitos da filogenia em estudos de comunidades trouxe importantes contribuições para explicar as congruências e divergências nas características ecológicas que definem a organização das comunidades biológicas (Losos, 1996; Vitt e Pianka, 2005; Colston et al., 2010). Todavia, na taxocenose de lagartos alvo deste estudo, assim como em outras taxocenoses que consideraram uso de microhabitat como recurso, não foi observada uma influência significativa dos fatores históricos que explique a variação existente nos resultados (Werneck et al., 2009; Mesquita et al., 2006). Ainda que a influência de fatores históricos sejam bem evidenciados em comunidades biológicas (Wiens e Graham, 2005; Losos, 2008), e também bem documentados para lagartos (Vitt e Pianka, 2005; Losos et al., 2003; Schulte et al., 2012), a comunidade em estudo parece não ser influenciada por esses fatores. Ainda sim, existe a possibilidade de que exista um efeito filogenético agindo na taxocenose, mas a composição da comunidade mascara este efeito. Isto pode ocorrer pela baixa representatividade de alguns táxons que ocorre em taxocenoses com poucas

espécies (Garda et al., 2013; Mesquita et al., 2006). Por exemplo, algumas famílias, como Leiosauridae e Scincidae, possuem apenas uma espécie como único representante para toda a família na taxocenose deste estudo. De qualquer maneira, estes resultados são bastante interessantes, pois aprimoram o entendimento de em que nível e escala as restrições filogenéticas agem nos diferentes eixos dos estudos de comunidades.

Outro importante fator para explicar a ausência de estrutura na seleção de variáveis do habitat na taxocenose da Serra da Capivara é a idade da taxocenose. Sabe-se que táxons que possuem um histórico de coexistência teriam atualmente menos influências competitivas que táxons que compartilham o mesmo habitat mais recentemente (Losos, 1996). Logo, quanto mais tempo as espécies de uma determinada comunidade interagem entre si, existe uma maior chance delas coevoluírem ao ponto de divergirem no uso de determinados recursos, delimitando assim a estrutura da comunidade (Losos, 1996). Como a maior expansão do domínio da Caatinga é relativamente recente (segunda metade do Quaternário), e ainda sua antiga distribuição foi drasticamente reduzida (Silva, 2011), é possível especular que o tempo de existência e as modificações estruturais na Caatinga sejam relativamente recentes, ao ponto de não ocorrerem divergências significativas nas características ecológicas, como preferências no uso de microhabitat para as taxocenoses que este domínio abriga.

Existe também a possibilidade de que o período de coleta tenha afetado o padrão de utilização e disponibilidade de microhabitats para as espécies. Na época em que a coleta de dados estava sendo conduzida, a região estava enfrentando a maior seca das últimas três décadas, e na área de estudo, não havia ocorrido precipitação relevante há praticamente um ano. Considerando que a Caatinga é uma formação vegetacional que apresenta deciduidade foliar (Barbosa et al., 2003), isto pode alterar as condições de microhabitats locais em casos de stress ambiental. Existem registros na Caatinga de que

a riqueza e diversidade das taxocenoses de lagartos diminuem durante a estação seca (Andrade et al., 2013). É também possível que outros recursos, como alimento, sejam diretamente influenciados pela seca. É conhecido na literatura que a comunidade de insetos apresenta grandes flutuações entre os períodos secos e chuvosos na Caatinga (Vasconcellos et al., 2010), onde grande parte das ordens de insetos possui seus picos máximos de abundância e atividade na estação chuvosa. Esta sazonalidade pode afetar diretamente na utilização do nicho em lagartos. Em diversas regiões tropicais (incluindo Caatinga), há relatos que durante a estação seca, existem quedas na diversidade de presas, na largura do nicho e na taxa de crescimento de determinadas espécies de lagartos, em comparação com a estação chuvosa (Fernandes Kolodiuk et al., 2010; Griffiths e Christian, 1996; Vrcibradic e Rocha, 1995). Essas variações sazonais podem ocasionar uma maior demanda de forrageio durante a estação seca, e consequentemente expandindo a utilização do habitat pelas espécies de lagartos, não configurando segregação ou preferências de microhabitat durante períodos de stress ambiental.

Garda et al. (2012) levantam que, aparentemente, as taxocenoses de lagartos da Amazônia tendem a apresentar uma estruturação significativa em relação ao uso de microhabitat, enquanto as taxocenoses de regiões com vegetações mais abertas, como o Cerrado e as FTSSs, não apresentam (Mesquita et al., 2006; Werneck et al., 2009). Eles sugerem que isto possa estar associado a dois fatores: primeiro, como supracitado, que a baixa representatividade de determinados clados em taxocenoses com poucas espécies (diferentemente das taxocenoses de lagartos amazônicos) como as que ocorrem em áreas abertas, pode dificultar a detecção de efeitos históricos, já que alguns clados importantes podem estar mal representados. Segundo, para a escala na qual são realizados estes estudos, a complexidade do habitat é maior na Amazônia que em ambientes mais abertos, já que em regiões de Floresta Tropical a heterogeneidade do

habitat é mais evidenciada verticalmente (Pires e Prance, 1985), entre estratos vegetacionais, enquanto em regiões abertas a heterogeneidade tende a ser mais evidenciada horizontalmente, entre paisagens (Colli et al., 2002). Esta proposição pode ser corroborada por um estudo de aves numa região de Tabuleiro (Oliveira, 2013), onde não existiu uma associação significativa entre as variáveis de habitat e a captura de espécies quando se considerou mata e savana separadamente. No entanto, quando os dados foram agrupados, houve uma associação significativa e foi possível observar uma segregação entre as variáveis de habitat e as espécies associadas à mata e savana. Ou seja, a variação na paisagem foi mais importante que a variação de microhabitat local. Neste caso, variações no uso de microhabitat na Floresta amazônica (ou em ambientes onde a heterogeneidade é mais acentuada verticalmente) permitiram uma visualização mais fácil de uma possível estrutura no uso de habitat pelas espécies de lagartos do que em regiões abertas quando se realizam estudos nesta escala. Ainda que a análise de variância multivariada tenha apresentado um resultado significativo, é possível, baseado nos coeficientes de variação para cada variável estrutural de habitat na Serra da Capivara, e na ausência de grupos distintos a partir da análise componentes principais, observar preliminarmente que as variáveis parecem ter uma baixa variação entre os conjuntos de armadilhas (Tabela 1). Isto pode indicar um grau de homogeneidade do habitat, o que pode ser uma das chaves para a explicação da ausência de associação entre as variáveis estruturais de habitat e as espécies de lagartos na Serra da Capivara.

Outro aspecto importante a se considerar, e que já é bastante conhecido nos estudos ecológicos, é de como as fortes pressões das interações interespecíficas, como a competição, podem moldar consideravelmente a estrutura das comunidades biológicas, desde a sua formação inicial até a sua manutenção e estágios mais recentes (Menge e Sutherland, 1976; Hairston et al., 1960; Connor e Simberloff, 1979). Neste caso, uma

possível explicação para os resultados observados neste estudo é de que não exista competição por uso de microhabitat entre as espécies de lagarto na Serra da Capivara ao ponto de ocasionar uma estruturação na taxocenose em relação a este recurso. Esta ausência de competição pode existir tanto pela ausência de limitação do recurso no ambiente, pela baixa quantidade de competidores pelo recurso, quanto pela segregação em outro eixo do nicho (Pianka, 1974). Muitas espécies que apresentam uma alta sobreposição de nicho em um determinado eixo do nicho tendem a apresentar uma menor segregação em outros eixos. Isto diminuiria a sobreposição de nicho de uma maneira generalizada (Pianka, 1974). Neste caso, talvez o habitat não seja o principal eixo do nicho onde esteja havendo segregação. Ainda, dados preliminares da taxocenose de lagartos da Serra da Capivara sugerem que existe uma segregação de nicho na dieta (capítulo 2), isto pode explicar a ausência ou aleatoriedade na segregação do eixo de nicho de habitat.

Considerando estas observações, pode-se explicar a ausência de associação entre variáveis estruturais do habitat e as espécies de lagartos na Serra da Capivara com base em três hipóteses: (1) a heterogeneidade do ambiente não é suficiente para a existência de microhabitats específicos, (2) as condições ambientais podem estar influenciando o padrão de uso de microhabitat nas espécies da taxocenose; (3) As interações interespecíficas entre as espécies de lagartos para uso de microhabitat, (ex.: competição) não exercem um efeito suficientemente grande para causar uma estrutura no uso de recursos na taxocenose. É importante salientar que nenhuma das três proposições são mutuamente exclusivas. Pelo contrário, seria bem plausível considerar que ao menos em algum grau, as três hipóteses sugeridas estão influenciando ou influenciaram em diferentes níveis os resultados observados na taxocenose de lagartos da Serra da Capivara.

Por fim, os resultados observados para a Serra da Capivara podem ser muito interessantes para o conhecimento acerca das taxocenoses de lagartos na Caatinga. Além de ser um estudo de certa forma inédito (considerando a metodologia utilizada) para esta região, ele levanta importantes questões acerca de que fatores influenciam na ausência de associação entre as características de habitat e a distribuição das espécies de lagartos. Dentro destes fatores, pode-se destacar como as relações interespecíficas das espécies de lagartos podem afetar o padrão observado; como a homogeneidade de habitat pode mascarar ou inibir essa associação das espécies com características do habitat e também como situações ambientais como o stress hídrico podem influenciar neste padrão. Todos estes aspectos são relevantes em estudos de taxocenoses, principalmente em regiões semiáridas como a Caatinga. No entanto, para delinear mais a fundo quais destes fatores são os reais moldes do padrão observado na taxocenose, estudos posteriores considerando outros aspectos ecológicos (como dieta e período de atividade) se fazem necessários.

Bibliografia:

- ANDRADE, M. J. M., R. F. D. SALES, e E. M. X. FREIRE. 2013. Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotropica*. 13:199-209.
- ANDREN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*:355-366.
- AUGUST, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*:1495-1507.
- BANASKZAK, J. 2000. Effect of Habitat Heterogeneity on the Diversity and Sendisty of Pollinating Insects, p. 239. *In*: Interchanges of Insects between Agricultura and

- Surrounding Landscapes. B. Ekbom, M. E. Irwin, e Y. Robert (eds.). Springer Netherlands.
- BARBOSA, D. C. A., M. C. A. BARBOSA, e L. C. M. LIMA. 2003. Fenologia das espécies lenhosas da Caatinga, p. 657-694. *In*: Ecologia e conservação da Caatinga. I. R. Leal, M. Tabarelli, e J. M. C. Silva (eds.). Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- BAZZAZ, F. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*:485-488.
- BENDER, D. J., T. A. CONTRERAS, e L. FAHRIG. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*. 79:517-533.
- BOECKLEN, W. J. 1986. Effects of habitat heterogeneity on the species-area relationships of birds. *Journal of Biogeography*. 13:59-68.
- CADLE, J. E., e H. W. GREENE. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages, p. 281-293. *In*: Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- CAREY, C., e M. A. ALEXANDER. 2003. Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions*. 9:111-121.
- CHECHIN, S. Z., e M. MARTINS. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (*pitfall traps*) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 17:729-740.
- COLLI, G. R., R. P. BASTOS, e A. F. B. ARAÚJO. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna, p. 223-241. *In*: The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. P. S. Oliveira e R. J. Marquis (eds.). Columbia University Press, New York, NY.

- COLLI, G. R., R. CONSTANTINO, e G. C. COSTA. 2006. Lizards and termites revisited. *Austral Ecology*. 31:417-424.
- COLSTON, T. J., G. C. COSTA, e L. J. VITT. 2010. Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*. 101:476-486.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 199:1302-1310.
- CONNOR, E. F., e D. SIMBERLOFF. 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology*. 60:1132-1140.
- CORN, P. S. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. *In*: Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. Hayek, e M. Foster (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- COSTA, G. C., G. R. COLLI, e R. CONSTANTINO. 2008. Can lizard richness be driven by termite diversity? Insights from the Brazilian Cerrado. *Canadian Journal of Zoology*. 86:1-9.
- DE PAULA, A. 2012. Estrutura e dinâmica de uma comunidade de anuros no hotspot de biodiversidade do Cerrado p. 68. *In*: Instituto de Ciências Biológicas. Universidade de Brasília.
- DEBINSKI, D. M., e R. D. HOLT. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation biology*. 14:342-355.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*:487-515.
- FERNANDES KOLODIUK, M., L. BARROS RIBEIRO, e E. MARIA XAVIER FREIRE. 2010. Diet and foraging behavior of two species of *Tropidurus* (Squamata,

- Tropiduridae) in the caatinga of northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*. 5:35-44.
- GARDA, A. A., H. C. WIEDERHECKER, A. M. GAINSBURY, G. C. COSTA, R. A. PYRON, G. H. C. VIEIRA, F. P. WERNECK, e G. R. COLLI. 2013. Microhabitat Variation Explains Local-scale Distribution of Terrestrial Amazonian Lizards in Rondônia, Western Brazil. *Biotropica*. 45: 245-252.
- GAUTHIER, J. A., M. KEARNEY, J. A. MAISANO, O. RIEPPEL, e A. D. BEHLKE. 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.
- GIANNINI, N. P. 2003. Canonical phylogenetic ordination. *Systematic Biology*. 52:684-695.
- GIUGLIANO, L. G., C. C. NOGUEIRA, P. H. VALDUJO, R. G. COLLEVATTI, e G. R. COLLI. 2013. Cryptic diversity in South American Teiinae (Squamata, Teiidae) lizards. *Zoologia Scripta*. 42:473-487.
- GORMAN, O. T., e J. R. KARR. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*:507-515.
- GRIFFITHS, A. D., e K. A. CHRISTIAN. 1996. Diet and habitat use of frillneck lizards in a seasonal tropical environment. *Oecologia*. 106:39-48.
- GUNDERSON, L. H. 2000. Ecological resilience--in theory and application. *Annual review of ecology and systematics*:425-439.
- HAIRSTON, G. N., F. E. SMITH, e L. B. SLOBODKIN. 1960. Community Structure, Population Control and Competition. *The American Naturalist*. 94:421-425.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*. 131:1292-1297.

- HARPER, D., J. MEKOTOVA, S. HULME, J. WHITE, e J. HALL. 1997. Habitat Heterogeneity and Aquatic Invertebrate Diversity in Floodplain Forests. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 6:275-285.
- HELMUS, M. R., W. B. KELLER, M. J. PATERSON, N. D. YAN, C. H. CANNON, e J. A. RUSAK. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters*. 13:162-174.
- KERR, J. T., e L. PACKER. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*. 385:252-254.
- LEAL, I. R., J. M. C. SILVA, M. TABARELLI, e T. E. LACHER. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. *Conservation Biology*. 19.
- LEMONS, J. R. 2004. Composição florística do Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil. *Rodriguésia*. 55:55-66.
- LOSOS, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*. 77:1344-1354.
- LOSOS, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*. 11:995-1003.
- LOSOS, J. B., M. LEAL, R. E. GLOR, K. DE QUEIROZ, P. E. HERTZ, L. R. SCHETTINO, A. C. LARA, T. R. JACKMAN, e A. LARSON. 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*. 424:542-545.
- MACARTHUR, R. H. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.

- MENGE, B. A., e J. P. SUTHERLAND. 1976. Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. *The American Naturalist*. 110:351-369.
- MERRIAM, H. G., e K. E. FREEMARK. 1986. Importance of Area and Habitat Heterogeneity to Bird Assemblages in Temperate Forest Fragments. *Biological Conservation*. 36:115-141.
- MESQUITA, D. O., G. R. COLLI, F. G. R. FRANÇA, e L. J. VITT. 2006. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia*. 2006:460-471.
- MOLINO, J.-F., e D. SABATIER. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*. 294:1702-1704.
- OLIVEIRA, T. C. 2013. Uma análise da estrutura física de habitat para a comunidade de aves de sub-bosque da Reserva Biológica Guaribas, Nordeste do Brasil. Trabalho de Conclusão de Curso, p. 48. Universidade Federal da Paraíba.
- PIANKA, E. R. 1969. Habitat Specificity, Speciation, and Species Density in Australian Desert Lizards. *Ecology*. 50:498-502.
- PIANKA, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4:53-64.
- PIANKA, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 71:2141-2145.
- PIELOU, E. C. 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal of Theoretical Biology*. 10:370-383.
- PIRES, J. M., e G. T. PRANCE. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon, p. 109-139. *In: Key Environments: Amazonia*. G. T. Prance e T. E. Lovejoy (eds.). Pergamon Press, Oxford, England.

- PRADO, D. 2003. As Caatingas da América do Sul, p. 3-73. *In*: Ecologia e conservação da Caatinga. I. R. Leal, M. Tabarelli, e J. M. C. Silva (eds.). Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- PYRON, A., F. T. BURBRINK, e J. J. WIENS. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*. 13:doi:10.1186/1471-2148-13-93.
- RICKLEFS, R. E. 2010. A economia da natureza. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- ROCHA, P. L. B., e M. T. RODRIGUES. 2005. Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River, northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*. 45:261-284.
- SCHULTE, U., A. HOCHKIRCH, S. LÖTTERS, D. RÖDDER, S. SCHWEIGER, T. WEIMANN, e M. VEITH. 2012. Cryptic niche conservatism among evolutionary lineages of an invasive lizard. *Global Ecology and Biogeography*. 21:198-211.
- SILVA, M. L. 2011. A Dinâmica de Expansão e Retração de Cerrados e Caatingas no Período Quaternário: uma Análise Segundo a Perspectiva da Teoria dos Refúgios e Redutos Florestais (The Dynamics of Expansion and Contraction in Cerrado and Caatinga Quaternary Period: An.....). *Revista Brasileira de Geografia Física*. 4:57-73.
- STUART, S. N., J. S. CHANSON, N. A. COX, B. E. YOUNG, A. S. RODRIGUES, D. L. FISCHMAN, e R. W. WALLER. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*. 306:1783-1786.
- TEAM, R. D. C. 2014. A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- TER BRAAK, C. J. F., e P. SMILAUER. 2002. CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- TEWS, J., U. BROSE, V. GRIMM, K. TIELBÖRGER, M. WICHMANN, M. SCHWAGER, e F. JELTSCH. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 31:79-92.
- VASCONCELLOS, A., R. ANDREAZZE, A. M. ALMEIDA, H. F. P. ARAUJO, E. S. OLIVEIRA, e U. OLIVEIRA. 2010. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*. 54:471-476.
- VITT, L. J. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*. 1:1-29.
- VITT, L. J., J. P. CALDWELL, G. R. COLLI, D. O. MESQUITA, A. A. GARDA, e F. G. R. FRANÇA. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*. 41:653-662.
- VITT, L. J., e E. R. PIANKA. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Science*. 102:7877-7881.
- VRCIBRADIC, D., e C. ROCHA. 1995. Variação sazonal na dieta de Mabuya macrorhyncha (Sauria: Scincidae) na Restinga da Barra de Maricá, RJ. *Oecol. Bras.* 1:143-153.
- WEBB, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*. 156:145-155.
- WERNECK, F. P., G. R. COLLI, e L. J. VITT. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology*. 34:97-115.

- WERNER, E. E., D. K. SKELLY, R. A. RELYEA, e K. L. YUREWICZ. 2007. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos*. 116:1697-1712.
- WHITTINGHAM, M. J., e K. L. EVANS. 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis*. 146:210-220.
- WIENS, J. J., e C. H. GRAHAM. 2005. Niche Conservatism: Integration Evolution, Ecology and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36:519-539.
- YEAGER, L. A., C. A. LAYMAN, e J. E. ALLGEIER. 2011. Effects of habitat heterogeneity at multiple spatial scales on fish community assembly. *Oecologia*. 167:157-168.

Tabela 1: Média, desvio padrão, amplitude e coeficiente de variação (DP/Média) dos valores obtidos de cada conjunto de armadilhas (transecto 1, Transecto 2 e agrupado) para as variáveis estruturais de habitat para o Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil. PSE = percentual de exposição do solo, PVR = percentual de vegetação rasteira, CDO = cobertura do dossel, NAR = número de árvores, NTR = número de troncos, NCU = número de cupinzeiros, DAP = distância da árvore mais próxima, CAP = circunferência da árvore mais próxima, NAB (QT) = número de arbustos no quadrat, NAR (QT) = número de árvores por quadrat. * Coeficiente de variação (Desvio padrão/média)

Variáveis do habitat	Transecto 1 (N = 18)			Transecto 2 (N = 19)			Ambos os transectos (N = 37)		
	Média± DP	Amplitude	CV*	Média± DP	Amplitude	CV*	Média± DP	Amplitude	CV*
PSE (%)	0,07 ± 0,10	0,04 – 0,57	135%	0,23 ± 0,14	0,04 – 0,57	63%	0,15 ± 0,14	0 – 0,57	93%
PVR (%)	0,11 ± 0,08	0 – 0,24	75%	0,09 ± 0,08	0 – 0,24	87%	0,10 ± 0,08	0 – 0,27	81%
CDO (%)	0,55 ± 0,19	0,11 – 0,83	34%	0,39 ± 0,22	0,11 – 0,83	55%	0,47 ± 0,22	0,11 – 0,83	47%
NAR	18,94 ± 7,64	11 – 42	40%	22,32 ± 8,58	11 – 42	38%	20,67 ± 8,20	11 – 43	40%
NTR	12,39 ± 6,10	7 – 28	49%	16,95 ± 5,30	7 – 28	31%	14,73 ± 6,08	3 – 28	41%
NCU	1,11 ± 0,90	0 – 2	81%	0,95 ± 0,85	0 – 2	90%	1,03 ± 0,86	0 – 3	84%
DAP (cm)	1,11 ± 0,70	0 – 4	63%	1,25 ± 0,99	0 – 4	79%	95,13 ± 36,37	48,67 – 179,67	38%
CAP (cm)	13,43 ± 3,09	3,67 – 25,67	23%	12,60 ± 5,76	3,67 – 25,67	46%	18,82 ± 4,76	11,93 – 30,83	25%

NAB (QT)	100,91 ± 40,39	51,33 – 168,33	40%	89,65 ± 32,24	51,33 – 68,33	36%	13 ± 4,61	3,67 – 25,67	35%
NAR (QT)	19,17 ± 5,18	13,7 – 30,83	27%	18,49 ± 4,45	13,7 – 30,83	24%	1,18 ± 0,85	0 – 4	72%

Tabela 2: CPO para filogenia molecular e morfológica(Figura 3), indicando a contribuição de cada ramo filogenético para explicar a variação encontrada nas médias ponderadas das variáveis estruturais de habitat para cada espécie de lagarto no Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil.

Grupo	Variação (Total = 0,009)	Variação (%)	F	P	Grupo	Variação (Total = 0,009)	Variação (%)	F	P
Filogenia Molecular					Filogenia Morfológica				
F	0,004	44,44	3,154	0,0557	H	0,004	44,44	3,154	0,0557
E	0,002	22,22	1,674	0,1916	G	0,002	22,22	1,674	0,1916
D	0,001	11,11	1,002	0,3037	B	0,001	11,11	1,002	0,3048
J	0,001	11,11	1,002	0,3073	F	0,001	11,11	0,636	0,6751
A / B	0,001	11,11	0,420	0,7328	E	0,001	11,11	0,631	0,6477
I	0,001	11,11	0,440	0,7420	A/C	0,001	11,11	0,440	0,7400
H	0,001	11,11	0,398	0,7658	J	0,001	11,11	0,398	0,7658
C	0	0	0,160	0,9655	D	0	0	0,156	0,9655
G	0	0	0,156	0,9655	I	0	0	0,160	0,9655



Figura 1. Mapa esquemático demonstrando a localização da área de estudo e os dois pontos amostrais. 1 e 2 se referem aos transectos delimitados no estudo.

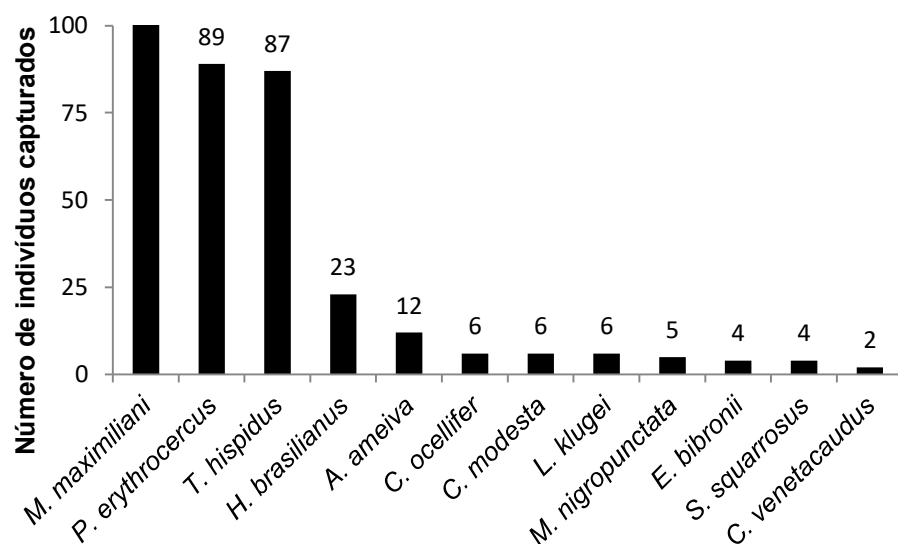


Figura 2. Gráfico de barras demonstrando o total de indivíduos capturados em armadilhas de queda no Parque Nacional da Serra da Capivara, Piauí, Brasil. Números nos topos das barras são referentes ao N total de indivíduos por espécie.

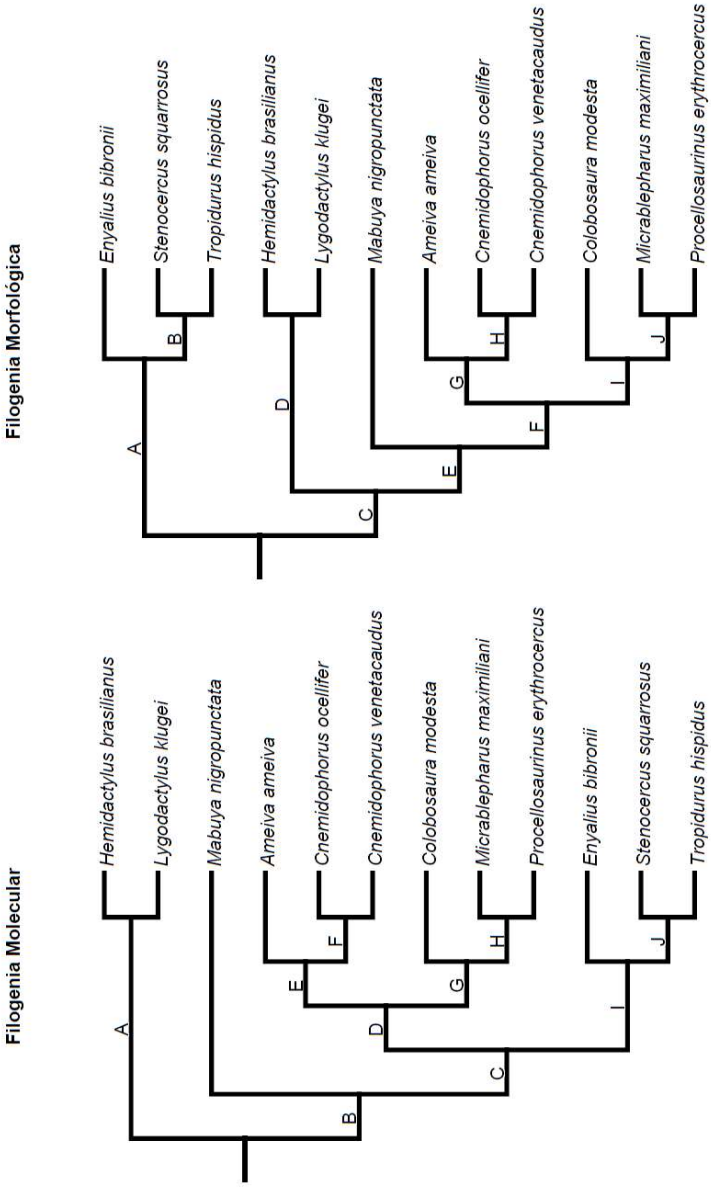


Figura 3. Relações filogenéticas reduzidas das espécies da taxocenose de lagartos do Parque Nacional Serra da Capivara. As relações filogenéticas da filogenia molecular são baseadas em Pyron et al. (2013) e as relações filogenéticas da filogenia molecular são baseadas em Gauthier et al. (2012). Relações complementares de Teiidae são baseadas em Giugliano et al. (2013).

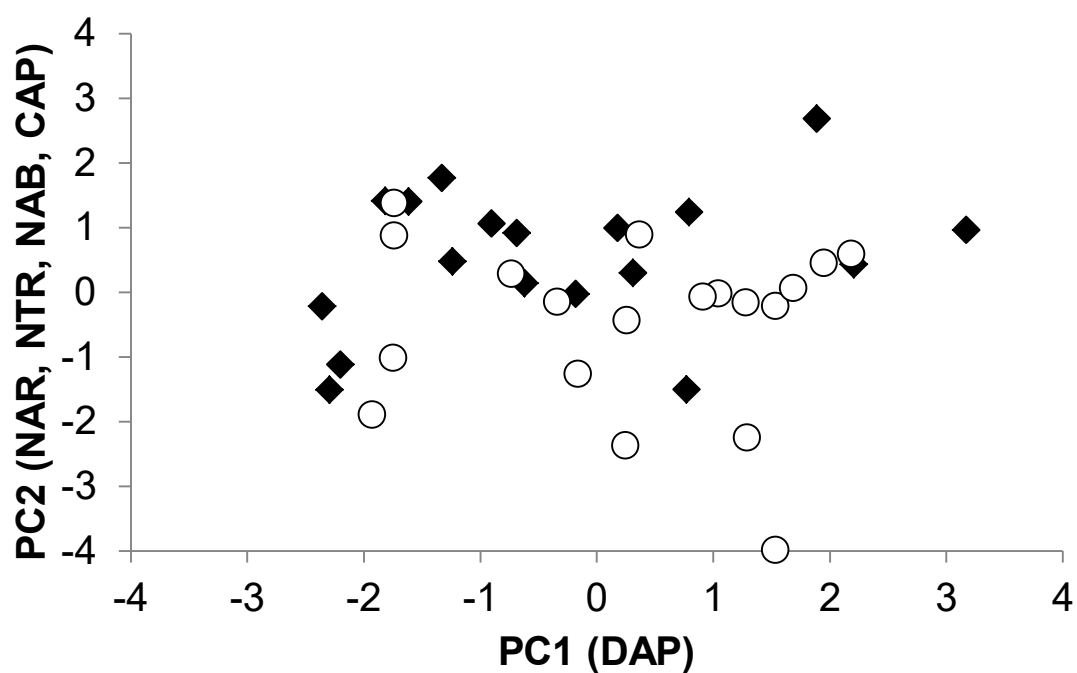


Figura 4. Médias dos valores para cada ponto amostral dos conjuntos de armadilhas no PARNA Serra da Capivara, para a análise de componentes principais para o primeiro e o segundo componente PC1 e PC2. Losangos pretos são referentes ao ponto amostral 1 e círculos brancos são referentes ao ponto amostral 2.

O papel de fatores históricos na estrutura de taxocenose de lagartos numa região semiárida do Brasil. Um padrão para taxocenoses de florestas secas?

Cavalcanti, Lucas B. Q.¹, Costa, Taís B.¹, Pessoa, Giselle N.¹, Garda, Adrian A.²,
Mesquita, Daniel O.¹

¹Universidade Federal da Paraíba, Campus I, Centro de Ciências Exatas e da Natureza,
Departamento de Sistemática e Ecologia, Laboratório de Herpetologia, Cidade
Universitária. CEP 58059-000, João Pessoa – PB, Brasil.

²Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Departamento
de Botânica, Ecologia e Zoologia, Laboratórios de Anfíbios e Répteis – LAR, Campus
Universitário, Lagoa Nova. CEP 59078-900, Natal, RN, Brasil.

Introdução

É fundamental entender a organização das comunidades para assim prever e entender os padrões de riqueza, distribuição e abundância das espécies que coexistem atualmente em todo o mundo. Dentro deste âmbito, esse tema sempre causou curiosidade nos ecólogos desde muitas décadas atrás, e consequentemente ocasionaram numa gama de estudos (que perduram até os dias atuais), buscando entender e definir padrões de organização nas comunidades, como a hipótese do distúrbio intermediário, a teoria de biogeografia de ilhas, entre outras (MacArthur e Wilson, 1967; Hubbell, 2001; Connell, 1978). De maneira geral, a estrutura das comunidades ou taxocenoses (subconjunto de espécies de uma dada comunidade de um determinado grupo taxonômico, Fauth et al., 1996) pode ser definida como um padrão de uso de recursos não randômico pelas espécies que as compõem. Logo, diz-se que uma comunidade ou

taxocenose está estruturada quando as espécies estão utilizando os recursos de uma maneira diferente do esperado ao acaso (Winemiller e Pianka, 1990).

A princípio, acreditava-se que os principais eixos preditores que definiam a estrutura das comunidades eram as interações interespecíficas (em escala temporal recente), como a predação e a competição. Estas hipóteses persistiram por quase toda a segunda metade do Século XX e foram base para a explicação de estudos ecológicos dos mais diferentes táxons (Cody, 1974; Zaret e Rand, 1971; Lynch, 1979; Pianka, 1973). No entanto, a partir da década de 90, o desenvolvimento de métodos filogenéticos comparativos, possibilitou a descoberta de grandes divergências ecológicas entre os clados de determinados grupos, e a semelhança das mesmas entre espécies mais próximas evolutivamente (Cadle e Greene, 1993; Webb, 2000; Losos, 1996). Isto permitiu percebermos que certas características ecológicas de determinadas espécies eram na verdade resultado de uma história evolutiva, ao contrário do que se imaginava anteriormente. Hoje em dia, com o avanço destes estudos, foi possível detectar que muito do que se observa atualmente nos padrões das comunidades, possui reflexos da filogenia nos caracteres ecológicos que permitem ou limitam a coexistência das espécies (Colston et al., 2010; Helmus et al., 2007; Kelt et al., 1996; Vitt e Pianka, 2005).

Existem duas hipóteses divergentes para explicar as diferenças ecológicas observadas em espécies que compõem as comunidades. A primeira hipótese considera como fator determinante os efeitos recentes, como disponibilidade de recursos, competição e predação. Estas características podem ocasionar a existência de divergências ecológicas (ex.: segregação de nicho, partição de recursos) nas espécies de uma determinada taxocenose. Logo, as características ecológicas observadas seriam derivadas de fatores recentes, assim como as divergências nos nichos seriam resultadas

da interação entre as espécies atualmente inseridas na taxocenose. Esta hipótese é chamada de hipótese ecológica (“competition-predation hypothesis” ou “competition hypothesis”), e pode explicar muitos resultados observados em comunidades biológicas (Lenihan et al., 2011; Buchmann et al., 2012; Morin, 1983), assim como possui relação direta com outras teorias e propostas ecológicas, como a teoria do fantasma da competição passada (Connell, 1980), princípio da exclusão competitiva (Hardin, 1960) e heterogeneidade de habitat (Benton et al., 2003).

A segunda hipótese sugere que determinadas divergências evolutivas resultam em características ecológicas que são mantidas até os dias atuais e exercem efeito na organização das comunidades. Neste caso, se considera que as preferências de nicho que permitem a coexistência das espécies podem ser explicadas pela história evolutiva das mesmas. Um exemplo prático seria o conservatismo de nicho (Wiens e Graham, 2005), onde espécies tenderiam a apresentar características ecológicas ancestrais, logo, as espécies mais aparentadas tenderiam a apresentar maior semelhança em seus caracteres ecológicos, enquanto espécies mais distantes filogeneticamente apresentariam mais divergências. Esta segunda hipótese chama-se de hipótese histórica (“deep history hypothesis”) e também serve de base para explicação de diversos padrões de estrutura em taxocenoses de diversos táxons, desde vertebrados (Kelt et al., 1996), invertebrados (Helmus et al., 2010), e até mesmo bactérias (Horner-Devine e Bohannon, 2006). Por exemplo, um estudo utilizando 196 espécies de serpentes de seis continentes diferentes demonstrou que 70% das variações do nicho alimentar entre os clados de serpentes foram explicadas por sete divergências na história evolutiva das cobras (21% do total de clados) (Colston et al., 2010).

Na região neotropical, mais especificamente no Brasil, existem diversos estudos de estrutura de taxocenose de lagartos, englobando os mais diversos tipos de ambiente,

como: Cerrado (Mesquita et al., 2006a), Amazônia (Vitt e Zani, 1996; Vitt et al., 1999), enclaves de Florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS, Werneck et al., 2009), Caatinga (Vitt, 1995), e savanas amazônicas (Mesquita et al., 2006b). Em geral, no que dizem respeito à dieta, regiões savânicas tendem a não apresentar estrutura nas taxocenoses, enquanto as regiões de mata, sejam úmidas ou secas (como a Caatinga e as FTSSs), tendem a apresentar taxocenoses estruturadas (Werneck et al., 2009). Ainda, nas regiões de mata, a influência de fatores históricos parece ser o principal preditor dos padrões observados nos caracteres ecológicos (Vitt et al., 1999; Vitt, 1995; Werneck et al., 2009). Para a Caatinga, ainda existem poucos estudos considerando a estrutura das taxocenoses de lagartos (Andrade et al., 2013; Vitt, 1995; Rocha e Rodrigues, 2005a). O primeiro destes estudos, realizado há duas décadas atrás, observou que as espécies de lagartos na Caatinga em Exu – PE apresentaram segregação na dieta e no uso de microhabitat, possivelmente associada à influência de efeitos históricos (Vitt, 1995). Posteriormente, novos estudos sobre estrutura de comunidades na Caatinga foram realizados, também demonstrando indícios de que os lagartos na Caatinga segregam em microhabitat e dieta. Por exemplo, no Complexo de Dunas do São Francisco, as espécies segregam em microhabitat e dieta, e as espécies que apresentam sobreposição entre um dos eixos do nicho, em geral, segregam no outro (Rocha e Rodrigues, 2005a). Existem também inferências de possíveis influências históricas moldando os padrões observados, mas assim como anteriormente, são afirmações de cunho hipotético dedutivo. Considerando tais fatos, estudos sobre estrutura de taxocenoses de lagartos, a fim de verificar que fatores influenciam sua organização são de extrema importância.

O presente estudo teve como objetivo testar a hipótese de que a taxocenose de lagartos do Parque Nacional Serra da Capivara está estruturada no que diz respeito ao

nicho alimentar, e que fatores históricos influenciam o padrão de uso de recursos alimentares na taxocenose e nas variações morfométricas das espécies que a compõem.

Materiais e Métodos

Área de estudo— As Caatingas são um domínio vegetacional predominantemente encontrado no Nordeste brasileiro, que ocupa mais de 700.000 km². O clima é semiárido, sazonal e irregular, onde a maior parte da precipitação ocorre durante três meses (Prado, 2003). A precipitação média é baixa, não passando dos 800 mm em cerca de metade da sua distribuição. A vegetação da Caatinga é xerofítica e xeromórfica, bastante espinhosa, onde as plantas possuem diversas adaptações à falta de recursos hídricos, e possuem vários tipos de formações com árvores, arbustos e, em algumas regiões, ocorrem várias espécies de cactáceas (Prado, 2003).

O presente estudo foi conduzido no Parque Nacional Serra da Capivara – PI (Figura 1). O PARNA Serra da Capivara é uma unidade de conservação federal de aproximadamente 92.000 ha localizada no estado do Piauí, nordeste do Brasil. O parque possui um perímetro pouco maior que 200 km e engloba quatro municípios: Coronel José dias, Brejo do Piauí, João Costa e São Raimundo Nonato. A temperatura média anual é de 28°C, e a precipitação anual média é de 689 mm. A vegetação predominante no parque é decídua e característica de clima semiárido, apresentando elementos de caatinga arbórea densa e arbustos em solo arenoso. É comum no parque a presença de grandes afloramentos rochosos, os quais são também cobertos por cactáceas e arbustos (Lemos, 2004). Existem também formações onde ocorrem matas semidecíduas com um dossel alto, conhecidas regionalmente por “Boqueirões”. Estas formações ocorrem em cânions formados pelo espaço entre as bordas das chapadas do parque.

Coleta de dados – Foram instalados 37 conjuntos de armadilhas. Cada conjunto de armadilhas era separado do seguinte em 20m e composto por subconjuntos de: (1) armadilhas de interceptação e queda, (2) armadilhas de cola e (3) armadilhas de funil (funnel trap). As armadilhas de interceptação e queda eram compostas por quatro baldes de 30 litros, sendo um balde central e três baldes separados do central por cercas-guia de seis metros de lona plástica, em um formato de “Y” (Corn, 1994; Chechin e Martins, 2000). Em cada cerca-guia, foram colocadas armadilhas de funil (uma em cada lado), totalizando seis armadilhas de funil por conjunto de armadilha. Por fim, foram colocadas quatro armadilhas de cola em cada conjunto de armadilha, em diferentes microhabitats. Os conjuntos de armadilhas foram colocados em duas trilhas separadas no parque (Figura 1), uma trilha contendo 18 conjuntos de armadilhas e outra contendo 19. As armadilhas foram checadas diariamente durante 30 dias (6 de Maio até 6 de Junho de 2012). Além das armadilhas de interceptação e queda, durante o mesmo período de amostragem, foram realizadas buscas ativas por uma equipe de quatro membros por pelo menos 8 horas por dia entre dez pontos amostrais diferentes (Figura 1).

Os animais coletados foram mortos pela injeção letal de cloridrato de lidocaína 2%, mensurados e em seguida preservados em formalina 4% por 48 horas, e armazenados em uma solução de álcool 70%. Todos os animais foram coletados de acordo com licenças de coleta emitidas pelos órgãos federais competentes a AAG (SISBIO # 33402-1) e TBC (SISBIO # 29550-2). Os animais foram depositados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB) e na Coleção Herpetológica do Laboratório de Répteis e Anfíbios da UFRN (CLAR-UFRN).

Morfometria – Foram coletadas oito variáveis morfométricas de cada indivíduo coletado: comprimento rostro-anal (CRA), largura do corpo (LCO), altura do corpo

(ACO), largura da cabeça (LCA), altura da cabeça (ACA), comprimento da cabeça (CCA), comprimento do membro anterior (CMANT) e comprimento do membro posterior (CMPOST). Todas estas variáveis foram mensuradas com o auxílio de um paquímetro digital de precisão 0,01 mm. Todos os dados morfométricos foram transformados em escala logarítmica (base 10) para maior adequabilidade aos requisitos da distribuição normal. Para acessar a variação morfométrica entre tamanho e forma, foi criada uma variável chamada tamanho do corpo (TCO), definido como os escores de um vetor isométrico com valores de $p^{-0.5}$, onde p é o número de variáveis (Jolicoeur, 1963). Posteriormente foram obtidos os escores deste autovetor, chamados de tamanho do corpo (TCO), pela multiplicação da matriz $n \times p$ dos dados transformados em $\log_{10}$, onde n é o número de observações, pelo vetor isométrico $p \times 1$ (Rohlf e Bookstein, 1987), seguindo o protocolo descrito por Somers (1986). Para remover os efeitos do tamanho do corpo e acessar as informações da forma, foi utilizado o método de Burnaby (Burnaby, 1966), no software R Project 3.0.2 (R Project Development Team, 2014). Ao longo do texto, às variáveis morfométricas são referidas como variáveis ajustadas e elas explicam variações na forma do corpo. Para as análises estatísticas posteriores utilizando os dados de morfometria, foram consideradas duas matrizes de dados: (1) contendo todas as espécies e (2) apenas as espécies de lagartos com número amostral > 5 , a fim de identificar se a raridade das espécies afeta os possíveis resultados observados.

Dieta – A análise da dieta foi realizada através da observação dos itens alimentares presentes no estômago de cada animal. Os animais foram dissecados, os estômagos foram removidos e a observação foi feita com o auxílio de um estereomicroscópio de aumento máximo de 40x. As presas foram identificadas e categorizadas ao nível taxonômico de ordem, com exceção de Formicidae, que foram

identificadas ao nível de família, e outras que foram incluídas em categorias artificiais (e.g., larvas de inseto e material vegetal).

Para cada categoria de presa, foram calculados os valores de ocorrência (frequência absoluta e relativa), os valores de número (bruto e percentual) e volume (bruto e percentual) em mm³. Para o cálculo do volume, foi mensurado a largura e o comprimento de cada presa encontrada relativamente intacta com auxílio de um paquímetro digital. Foi utilizada a fórmula de um elipsóide a seguir:

$$V = \frac{4}{3} \pi \left(\frac{l}{2} \right)^2 \left(\frac{c}{2} \right)$$

Onde c é o comprimento e l é a largura da presa. Utilizando as variáveis percentuais volumétricas, calculou-se a largura de nicho (B) para cada lagarto utilizando o inverso do índice de Simpson (Simpson, 1949):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}$$

Também foi calculada a sobreposição de nicho da dieta com o índice de sobreposição de nicho de Pianka (Pianka, 1973), definido pela seguinte equação:

$$\phi_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_i \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}}$$

Onde p representa a proporção da categoria de presa i , n é o número de categorias de presa, e j e k representam o par de espécies que estão sendo comparados. A sobreposição de nicho ϕ_{jk} varia de 0 (nenhuma sobreposição) até 1 (sobreposição completa).

Para testar se houve um padrão não aleatório na sobreposição do nicho da dieta, utilizou-se o Módulo de Sobreposição de Nicho do programa EcoSim (Gotelli e Entsminger, 2001). Os dados para esta análise são uma matriz onde cada categoria de presa está representada em uma coluna e as espécies estão representadas nas linhas, e cada célula contém os valores referentes ao uso da categoria de presa pela determinada espécie. Neste caso, utilizou-se o volume percentual como a representação da dieta dos lagartos. O teste de hipótese consiste na randomização da matriz de sobreposição de nicho 10.000 vezes (valor definido pelos autores). O algoritmo de randomização utilizado foi o RA 2. O algoritmo RA 2 substitui os valores de sobreposição entre as espécies na matriz original por um número entre 0 e 1, mas mantém os valores zeros originais da matriz. Como disponibilidade de alimento, foram utilizados os valores totais de volume bruto (em mm³) de cada categoria de presa encontrada dentro dos estômagos na taxocenose em estudo (valores de eletividade). Para evitar possíveis vieses estatísticos devido ao baixo tamanho amostral de algumas espécies, o mesmo teste foi realizado considerando apenas as espécies com número amostral > 5 para informações sobre a dieta. Além disto, também foram realizados testes extras considerando apenas as categorias de presa onde pelo menos uma espécie de lagarto possuía seu valor de volume percentual maior que 5%. Isto permitiu a re-análise do teste de sobreposição de nicho quatro vezes: (1) com os dados completos, (2) sem as espécies mais raras, (3) sem as presas mais raras e (4) sem as espécies e as presas mais raras.

Efeitos históricos – Para testar a possível influência histórica na estrutura da taxocenose, foi utilizada uma Ordenação Filogenética Canônica – CPO (Giannini, 2003), uma modificação da Análise de Correspondência Canônica (CCA). Nesta análise, a matriz dependente continha as espécies nas linhas, as categorias ecológicas (variáveis morfométricas para morfometria ou categorias de presa para dieta) nas

colunas e cada célula continha os valores de cada variável ecológica para cada espécie de lagarto. A matriz preditora era uma matriz binária, composta pelas espécies nas linhas, e cada coluna representando um grupo monofilético (com base em hipóteses filogenéticas publicadas para o grupo), onde a presença da espécie em determinado clado era representado com 1 e ausência com 0 (zero). Com isso, esta análise possibilita testar que grupos da matriz preditora (clados) melhor explicam a variação encontrada na matriz dependente, utilizando 9999 permutações de Monte Carlo por meio de uma CCA com seleção manual de variáveis. O programa utilizado foi o CANOCO 4.5 (Ter Braak e Smilauer, 2002), com as seguintes configurações: “symmetric scaling”, “biplot scaling” e “species data not transformed” (Giannini, 2003).

Inicialmente, foram criadas duas hipóteses filogenéticas para a taxocenose, ambas de recentes estudos filogenéticos para Squamata. Uma baseada em estudos fósseis e dados morfológicos (Gauthier et al., 2012) e outra baseada em marcadores moleculares (Pyron et al., 2013). No entanto, como os dados de dieta e morfometria foram re-analisados com pontos de corte para as espécies de lagartos mais raras (número amostral menor ou igual a cinco), hipóteses derivadas das iniciais foram criadas também com base nestes pontos de corte. Foram também utilizadas filogenias complementares para as relações de Tropiduridae e Teiidae (Giugliano et al., 2013; Frost et al., 2001). Os cladogramas criados para a taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara com base nestas hipóteses filogenéticas citadas estão representados nas Figuras 2 e 3.

Resultados

Foram coletados 618 lagartos, de 17 espécies pertencentes a 8 famílias: Phyllodactylidae (*Phyllopezus pollicaris*), Gekkonidae (*Lygodactylus klugei* e *Hemidactylus brasiliensis*), Scincidae (*Mabuya nigropunctata*), Teiidae (*Ameiva ameiva*, *Cnemidophorus ocellifer*, *Cnemidophorus venetaudus* e *Tupinambis merianae*), Gymnophthalmidae (*Colobosaura modesta*, *Micrablepharus maximiliani* e *Procellosaurinus erythrocerus*), Leiosauridae (*Enyalius bibronii*), Iguanidae (*Iguana iguana*) e Tropiduridae (*Stenocercus squarrosus*, *Tropidurus hispidus*, *Tropidurus helenae* e *Tropidurus semitaeniatus*). Para maiores informações sobre a qualidade da amostragem das espécies de lagartos do PARNA Serra da Capivara do presente estudo, ver Cavalcanti *et al.* (2014), nos Apêndices.

Dieta – Foram analisados 512 estômagos dentre 15 das 17 espécies de lagartos do PARNA Serra da Capivara, dos quais 74 (14,45%) estavam vazios (*I. iguana* e *T. merianae* só possuem um indivíduo coletado cada, e para preservar a integridade dos espécimes para possíveis estudos taxonômicos posteriores, eles não foram dissecados). Foram identificadas 22 categorias de presa, onde o volume total de presas consumidas pela comunidade foi de 44.711,89mm³ (Tabela 3). Os valores de largura de nicho (*B*) para os dados do PARNA Serra da Capivara variaram de 1,17, sendo (*C. modesta* a espécie mais especialista) a 4,89, sendo *S. squarrosus* a espécie mais generalista (Tabela 3). Em geral, os Teiidae apresentaram uma largura de nicho baixa, variando entre 1,52 (*A. ameiva*) e 2,17 (*C. venetaudus*), assim como as do grupo Gekkota, variando entre 1,91 (*H. brasiliensis*) e 2,32 (*L. klugei*). Com exceção de *T. semitaeniatus*, todos os Tropiduridae apresentaram uma largura de nicho relativamente alta, tendo *S. squarrosus* e *T. hispidus*, as espécies com maior largura de nicho da taxocenose (Tabela 3).

Considerando todas as espécies e todas as categorias de presa, as sobreposições de nicho variaram de zero (*C. modesta* vs. *E. bibronii*, *H. brasiliensis*, *T. helenae* e *T. semitaeniatus*; *H. brasiliensis* vs. *M. nigropunctata*; *L. klugei* vs. *M. nigropunctata*, *M. maximiliani* e *P. erythrocerus*, Tabela 4) a 0,771 (*C. modesta* vs. *P. erythrocerus*, Tabela 4). O restante das análises, desconsiderando as espécies e as categorias de presas mais raras, os resultados foram substancialmente semelhantes, demonstrando que a raridade não afetou significativamente os resultados observados. Por este motivo, será feito apenas referências sobre a sobreposição de nicho considerando todas as espécies de lagarto da taxocenose nos demais resultados. A sobreposição de nicho entre as espécies dentro das famílias (Tabela 4) variou entre: sempre baixa (Gekkonidae, 0,001) , de baixa à moderada (Tropiduridae, 0,023 – 0,420), moderada (Teiidae, 0,280 – 0,376) e de moderada à alta (Gymnophthalmidae, 0,198 – 0,771). A espécie com maior sobreposição de nicho comparando com todas as espécies foi *T. hispidus*, enquanto a espécie com menor sobreposição foi *L. klugei*.

A análise de pseudocomunidades demonstrou que, para ambos os quatro tratamentos, os resultados foram todos semelhantes, demonstrando que a média observada da sobreposição de nicho da taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara é significativamente menor do que as médias esperadas ao acaso (em ambos os casos, $P < 0,001$, Figura 4), com base nas médias simuladas (10.000 randomizações). Isto indica que existe um uso não randômico das categorias de presa na taxocenose de lagartos da Serra da Capivara, demonstrando uma segregação de nicho alimentar entre as espécies componentes desta taxocenose, e consequentemente, confirmando a existência de estrutura nesta taxocenose.

Efeitos históricos (morfometria) – O teste de CPO individual de cada clado, indicou na filogenia molecular uma influência histórica significativa em três clados: (1)

Gymnophthalmidae,(2) o clado com *M. maximilianie* *P. erythrocerus* e (3) o clado com *I. iguana* e *E. bibronii* para explicar os padrões observados na morfometria (Tabela 7). Quando foram selecionados manualmente os clados para definir o melhor modelo que explica a variação, duas divergências possuíram efeito filogenético significativo: Gymnophthalmidae ($P = 0,0188$) e Gekkota/Episquamata ($P = 0,0196$), explicando 53,85% da variação observada. Analisando os mesmos dados com base na filogenia morfológica, os resultados foram relativamente semelhantes. Testando individualmente, Gymnophthalmidae, o clado de *M. maximiliani* e *P. erythrocerus* e o clado de *I. iguana* e *E. bibronii* apresentaram efeito filogenético significativo. Quando os clados que melhor explicam a variação foram selecionados e incluídos no modelo, apenas Gymnophthalmidae ($P = 0,0188$) e Gekkota ($P = 0,0183$) apresentaram efeito filogenético significativo, explicando também 53,85% da variação observada.

Efeitos históricos (dieta) – Para os dados dos conteúdos estomacais, considerando todas as espécies de lagartos e todas as categorias de presa, foi observada (testando individualmente cada clado) na filogenia molecular uma influência histórica significativa de Teiodea, Gymnophthalmidae e Iguania para explicar os padrões observados na dieta (Tabela 8). Quando foram selecionados manualmente os clados para definir o melhor modelo que explica a variação, duas divergências possuíram efeito filogenético significativo: Gymnophthalmidae ($P = 0,0044$) e Iguania ($P = 0,0105$), explicando 41,74% da variação observada. Analisando os mesmos dados com base na filogenia morfológica, os resultados foram relativamente semelhantes. Testando individualmente, Teiodea, Lacertoidea, Gymnophthalmidae e Iguania/Scleroglossa apresentaram efeito filogenético significativo. Quando os clados que melhor explicam a variação foram selecionados e incluídos no modelo, Gymnophthalmidae ($P = 0,0044$) e Iguania/Scleroglossa ($P = 0,0105$) apresentaram efeito filogenético significativo,

explicando também 41,74% da variação observada. Ao remover as espécies mais raras, as presas mais raras e re-analisar os dados, os resultados permaneceram essencialmente semelhantes, com pequenas variações decimais, assim como o observado na sobreposição de nicho.

Apesar das pequenas diferenças, os resultados foram bastante consistentes na significância de Gymnophthalmidae, Gekkota e Tropiduridae/Iguania como fortes preditores da variação observada nas características morfométricas da taxocenose dos lagartos no PARNA Serra da Capivara, assim como Gymnophthalmidae e Iguania foram fortes preditores da variação observada na dieta (Tabelas 5 e 6). Isto indica que tanto as formas dos corpos, assim como o padrão de uso dos recursos alimentares na taxocenose de lagartos da Serra da Capivara são fortemente influenciados por fatores históricos.

Discussão

Morfometria – Os resultados observados sugerem efeitos históricos na estrutura morfométrica da taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara. Ainda que tenham sido encontradas influências históricas na maioria dos clados basais (Iguania/Scleroglossa, e Gekkota) analisando individualmente cada grupo, os grupos que melhor explicam foram Gymnophthalmidae e Gekkota, e em menor instância, Gekkonidae e o clado com *T. semitaeniatus* e *T. helenae*. Em Iguania/Scleroglossa (com base na hipótese morfológica), existe uma grande divergência na forma do corpo. Em geral, os Autarchoglossa (discussão sobre Gekkota a seguir) possuem um corpo mais esguio, cilíndrico e uniforme, e a cabeça mais afilada, que proporciona uma forma corporal mais aerodinâmica (Pianka e Vitt, 2003). Em Iguania, os corpos tendem a ser

mais robustos, assim como as cabeças, e os membros de garras tendem a ser mais compridos (Pianka e Vitt, 2003). Estas diferenças estruturais possuem grandes implicações em sua história natural e características ecológicas, entre elas o hábito de forrageio, que de maneira bem generalizada, é por busca ativa em *Autarchoglossa* e senta-espera em *Iguania* (Huey e Pianka, 1981; Cooper Jr, 1995). Ainda que as relações entre os Gekkota presentes na taxocenose do PARNA Serra da capivara sejam relativamente distantes comparadas às relações entre as outras espécies e seus respectivos grupos, foi encontrado um sinal filogenético significativo neste grupo na estrutura morfométrica da taxocenose. Isto demonstra que geckos em geral, possuem semelhanças em características morfológicas. Dentre estas, pode-se ressaltar os membros mais curtos, a cabeça larga em relação ao corpo, e a presença das lamelas digitais (Pianka e Vitt, 2003). Todas estas diferenças os integram como uma guilda que tem a possibilidade de acessar nichos específicos, como microhabitats verticalizados (de árvores a costões rochosos). Em *Gymnophthalmidae*, as variações morfológicas são bem marcantes. O tamanho reduzido e a tendência à redução dos membros são características deste grupo, facilitam o acesso a nichos específicos (como a serrapilheira) e consequentemente, permitindo hábitos criptozoóicos e fossoriais (Barros et al., 2011; Grizante, 2009; Pianka e Vitt, 2003). Inclusive, estas características ecológicas, associadas a padrões de dieta, parecem ser fatores extremamente associados à morfologia craniana de *Gymnophthalmidae* (Barros et al., 2011). Por fim, um efeito filogenético foi observado no clado ente *T. semitaeniatus* e *T. helenae*. Estas espécies, junto com outras duas, formam o complexo de espécies do grupo *semitaeniatus*, e possuem morfologia e ecologia muito semelhantes (Passos et al., 2011; Carvalho et al., 2013). O corpo achatado dorsoventralmente parece estar diretamente relacionado com a utilização de afloramentos rochosos (mais especificamente, frestas entre as rochas),

habitat ao qual todo este complexo de espécies é estritamente associado (Pianka e Vitt, 2003; Vanzolini et al., 1980; Vitt, 1995). Os resultados deste estudo são condizentes com estudos de outras taxocenoses de lagartos neotropicais, sendo que a filogenia parece ser o fator determinante da estrutura morfométrica das mesmas (Mesquita et al., 2006a; Mesquita et al., 2006b; França et al., 2008). Ainda, grandes variações no tamanho do corpo parecem ser um importante preditor das espécies que coexistem dentro destas taxocenoses (Vitt e Zani, 1996; Mesquita et al., 2006a).

Dieta – Apesar de algumas exceções, um número razoável de espécies da taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara apresentou dieta semelhante ao reportado em outras populações neotropicais. Isto ocorreu principalmente em Teiidae, como *A. Ameiva* (Mesquita et al., 2006a; Mesquita et al., 2006b; Magnusson e da Silva, 1993) (cupins e aranhas) e *C. ocellifer* (Menezes et al., 2011; Mesquita e Colli, 2003) (cupins e aranhas). *Cnemidophorus venetacaudus* também apresentou uma alta ingestão de cupins e aranhas, e ainda que não existam trabalhos de dieta específicos para esta espécie, o resultado também é semelhante para os padrões observados para o gênero em toda região neotropical (Mesquita et al., 2003; Dias e Rocha, 2007).

Em Gymnophthalmidae, esta semelhança ocorreu moderadamente. *Colobosaura modesta* apresentou uma dieta semelhante a populações que habitam as Florestas tropicais sazonalmente secas (FTSSs) (se alimentando principalmente de baratas) (Werneck et al., 2009), mas diferente do Cerrado, onde ingeriu mais aranhas (Mesquita et al., 2006a). Para *M. maximiliani*, a dieta também foi bastante parecida (Mesquita et al., 2006a; Werneck et al., 2009) (aranhas e baratas), com exceção da ausência de ortópteros e hemípteros na população do PARNA Serra da Capivara. *Procellosaurinus erythrocerus* se alimentando de aranhas foi também um resultado esperado para a Caatinga (Rocha e Rodrigues, 2005a). No entanto, a ausência de traças (Thysanura) e a

presença de baratas nesta população foram os resultados que diferiram do observado previamente para a espécie (Rocha e Rodrigues, 2005b).

Dentre os Tropiduridae, duas espécies possuem seus dados de dieta reportados pela primeira vez na literatura. São estas: *S. squarrorus* (apresentando uma dieta bastante generalista, entre cupins, besouros, formigas e aranhas) e *T. helenae* (se alimentando de formigas e cupins). *Tropidurus semitaeniatus* também apresentou dieta semelhante ao previamente reportado para a espécie (Vitt, 1995; Ribeiro e Freire, 2011) (cupins e formigas como principais itens alimentares), com exceção da ausência de material vegetal. Quanto à *T. hispidus*, ainda que a espécie seja bastante generalista na dieta dentre as mais diferentes regiões, a ingestão de formigas, besouros e cupins foi elevada (Ribeiro e Freire, 2011; Van Sluys et al., 2004; Vitt, 1995). É importante salientar que, mesmo que nenhuma das espécies de Tropiduridae teve os Hymenoptera não Fornicidae dentre as principais presas, grande parte das espécies ingeriu quantidades razoáveis desta categoria, de modo que apenas uma espécie de lagarto não Tropiduridae (*L. klugei*) consumiu esta categoria, e ainda sim, em baixas proporções. Para *E. bibronii*, este também é o primeiro registro na literatura de seus hábitos alimentares (grande ingestão de formigas e besouros). Alguns dos itens alimentares ingeridos por *E. bibronii* são também encontrados na dieta de muitas espécies congênicas que habitam principalmente na Mata Atlântica (Zamprogno et al., 2001; Teixeira et al., 2005).

Os lagartos que menos apresentaram semelhança na dieta com os dados prévios da literatura foram os Gekkota. No PARNA Serra da Capivara, *H. brasilianus* se alimentou basicamente de cupins, resultado bastante diferente do Cerrado (Mesquita et al., 2006a), onde a espécie comeu Diplopoda e Orthoptera, e em outras regiões da Caatinga, onde se alimentou de ovos de artrópodes (Rocha e Rodrigues,

2005a). *Lygodactylus klugei* se alimentou de cupins e formigas e, ainda que na Serra da Capivara tenha consumido razoavelmente Diptera, a dieta foi diferente em geral do observado em FTSS (Werneck et al., 2009) e em outras regiões da Caatinga, onde a espécie se alimentou principalmente de baratas e dípteros (Vitt, 1995). *Phyllopezus pollicaris* também apresentou dieta diferente entre os ambientes, sendo cupins e aranhas as categorias mais importantes no presente estudo, e aranhas e ortópteros no Cerrado e em outras regiões da Caatinga (Vitt, 1995), besouros no Pantanal (Albuquerque et al., 2013), e cupins e ortópteros em FTSS (Werneck et al., 2009). É importante ressaltar que algumas dessas espécies de “geckos”, são geralmente difíceis de coletar, como *L. klugei*, devido ao seu hábito estritamente arbóreo, pequeno tamanho do corpo e baixa abundância. Portanto, a maior parte das informações obtidas são com base em poucos indivíduos coletados (em geral, $N < 4$), o que pode ocasionar um viés na interpretação destes dados, gerando “falsos especialistas” em cada localidade e apresentando uma incongruência na dieta quando comparados geograficamente.

Por fim, a dieta de *M. nigropunctata* na Serra da Capivara também foi bastante semelhante à sua dieta em outras regiões, como no Cerrado, Amazônia, FTSS e savanas amazônicas, também composta por ortópteros e aranhas (Werneck et al., 2009; Mesquita et al., 2006a; Mesquita et al., 2006b; Vitt et al., 1997).

Ainda que a sobreposição de nicho tenha sido essencialmente baixa na maioria dos casos para os dados de dieta da taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara, muitas espécies, incluindo algumas pouco aparentadas, apresentaram uma moderada (até alta) sobreposição de nicho. Provavelmente, isto se deve ao fato de que dentre 15 espécies de lagartos amostradas, 13 se alimentaram de Isoptera (exceto *H. brasiliensis* e *M. nigropunctata*), e a maioria apresentou quantidades substanciais desta presa em seu volume total ingerido. A importância de cupins na dieta de lagartos já foi

bastante reportada (Colli et al., 2006; Morton e James, 1988; Costa et al., 2008a). Em desertos australianos, existe uma hipótese de que a diversidade de espécies de lagartos é relacionada positivamente com a diversidade de cupins (Morton e James, 1988). Já na região Neotropical, no Cerrado, a maioria das espécies de lagartos ingere grandes quantidades de cupins, e ainda que não exista a correlação observada nos desertos australianos, a diversidade e Isoptera pode agir como efeito mantenedor da diversidade de lagartos nesta região (Colli et al., 2006; Costa et al., 2008a).

Em outra instância, a alta sobreposição de nicho encontrada em Teiidae e Gymnophthalmidae é um resultado relativamente esperado, visto que estes grupos de lagartos apresentam um conservatismo de nicho nos seus hábitos alimentares, se alimentando de presas semelhantes comparado com espécies próximas dentro da mesma taxocenose e também de taxocenoses diferentes (Mesquita et al., 2003; Vitt e Colli, 1994; Barros et al., 2011). Em contrapartida, a sobreposição dentro os Gekkota foi relativamente baixa. Isto pode ser explicado pela grande diferença histórica e ecológica entre as espécies que representam este grupo no PARNA Serra da Capivara. Por exemplo, ambas são de gêneros diferentes, pertencem a duas famílias (Phyllodactylidae x Gekkonidae), possuem uma grande diferença entre o tamanho do corpo, e ainda, foram capturados em habitats/microhabitats diferentes. *Phyllopezus pollicaris* foi encontrada apenas nos afloramentos rochosos dos boqueirões e em regiões peridomiciliares, enquanto *L. klugei* foi restritamente encontrado empoleirado nas árvores das regiões de mata seca. Quanto a *H. brasiliensis*, a espécie foi também encontrada nas matas secas, no entanto, uma observação interessante foi que todos os indivíduos capturados foram encontrados nas armadilhas de interceptação e queda, indicando que a espécie possuiu um grau de utilização do solo nesta taxocenose.

De maneira geral, as espécies mais próximas dentro da taxocenose do PARNA Serra da capivara apresentaram uma sobreposição de nicho moderada, e até baixa em alguns casos. Este mesmo padrão foi observado em enclaves de FTSS dentro do Cerrado (Werneck et al., 2009), e pode ser explicado pela divergência local em caracteres ecológicos, para evitar uma competição direta, ou pela conservação de características ancestrais, permitindo uma coexistência destas espécies numa escala local (Brooks e McLennan, 1991). Como não foram encontrados efeitos filogenéticos significativos em muitos pares de espécies irmãs, talvez os fatores recentes (como as interações) ajam como mantenedores destas relações e características ecológicas, visto que fatores ecológicos (como competição e predação) podem ser determinantes na estrutura das taxocenoses de lagartos (Pianka, 1973).

Curiosamente, a maior sobreposição de nicho observada foi entre *L. klugei* e *T. helenae*, duas espécies com grandes divergências ecológicas e morfológicas. Ainda que a sobreposição de nicho tenha sido elevada, nenhuma das espécies foi capturada no mesmo habitat. *Tropidurus helenae* só foi encontrado nos boqueirões, em afloramentos rochosos, enquanto *L. klugei* foi encontrado apenas nas matas secas de caatinga arbórea densa. Além disso, com base no tamanho destas espécies em questão, provavelmente o tamanho das presas difere consideravelmente, visto que o tamanho do corpo de muitas espécies de lagartos está correlacionado positivamente com o tamanho das presas que estas consomem (Costa et al., 2008b).

Em todos os tratamentos de dados, os resultados demonstraram que a taxocenose de lagartos da Serra da Capivara está estruturada quanto à padrões nos hábitos alimentares. Para a região Neotropical, estes resultados são semelhantes ao observados em regiões de florestas, onde geralmente é encontrada estrutura nas taxocenoses em relação à dieta (Vitt et al., 1999; Werneck et al., 2009). No entanto, em savanas, este

não é o padrão observado (Mesquita et al., 2006a; Mesquita et al., 2006b). Existem duas possíveis explicações para a existência de estrutura nas taxocenoses. Uma destas é a alta segregação de nicho entre as espécies, a fim de evitar competição por recursos (neste caso, dieta). Neste caso, a segregação de nicho ocasionaria uma diferença interespecífica no tipo de presa do qual a espécie se alimenta, resultando numa baixa sobreposição de nicho e assim delimitando uma estrutura na taxocenose (padrão de uso de recursos não randômico). Outra possível explanação seria a existência de fatores intrínsecos existentes nas espécies antes da formação da taxocenose que definem as características ecológicas das mesmas, uma herança filogenética. Neste caso, a composição da taxocenose é na verdade uma união de diversas espécies que possuíam/possuem características ecológicas definidas por sua história evolutiva e que diferem o suficiente entre si para permitir uma coexistência das mesmas dentro desta taxocenose. Com base nos resultados obtidos neste estudo, a segunda hipótese parece ser a mais plausível para explicar os padrões observados na taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara (discussão a seguir).

No PARNA Serra da Capivara, foram encontrados efeitos de fatores históricos delimitando os padrões observados na dieta da taxocenose. Essa influência foi marcante principalmente na família Gymnophthalmidae (considerando ambas as filogenias), no clado Iguania (considerando a filogenia molecular) ou na divisão Iguania/Scleroglossa (filogenia morfológica). A princípio, com base em propostas filogenéticas morfológicas, existem duas grandes divergências ecológicas quando se considera o eixo do nicho ecológico relacionado à dieta para as espécies de lagartos (Vitt et al., 2003; Vitt e Pianka, 2005). Estas divergências estão entre os clados mais basais (considerando as hipóteses morfológicas) Iguania/Scleroglossa. Os Scleroglossa teriam sofrido uma série de mudanças fisiológicas e morfológicas que permitiram uma mudança nos seus hábitos

ecológicos. Dentre estas, as principais mudanças são: mudança da captura da presa pela língua (caractere ancestral) para uma captura pela mandíbula, desenvolvimento de um sistema quimiosensorial para buscar as presas (o ancestral localizava por meios visuais). Os Iguania, não sofreram tais mudanças, e mantêm muito das características consideradas ancestrais. Estas diferenças marcantes entre estes dois grupos seriam a base para explicar duas grandes divergências nos padrões de dieta observados (Vitt et al., 2003; Vitt e Pianka, 2005). Graças a estas mudanças, os Scleroglossa teriam uma capacidade maior de discriminar suas presas, e com isso, evitar presas de baixo teor energético ou com defesas químicas, assim como ingerir presas de maior teor energético, de difícil acessibilidade e de hábito diferente do período de atividade do lagarto, como aranhas, larvas de inseto, ortópteras, etc., diferentemente dos Iguania. Enquanto em Iguania, ingestão de Hymenoptera e Coleoptera (presas que geralmente possuem defesas químicas) é em geral, elevada, mas em contrapartida muito baixa em Scleroglossa. Estas hipóteses são corroboradas com base em estudos de dieta de inúmeras espécies de lagartos dos mais diversos continentes do globo (Vitt e Pianka, 2005). Além disso, neste mesmo estudo, Gymnophthalmidae também foi um ramo apresentando forte influência histórica na dieta. Não só numa escala global, mas em muitas taxocenoses, os Gymnophthalmidae parecem sempre constituir uma guilda específica fortemente afetada por um conservatismo de nicho (Rocha e Rodrigues, 2005a; Vitt et al., 1999; Barros et al., 2011), seja pelos seus hábitos terrestres/criptozoóicos, dieta semelhante e características morfológicas (e.g., o tamanho relativamente pequeno e redução dos membros anteriores e posteriores, e em casos mais extremos, perda dos membros).

A princípio, sugeria-se que as espécies das taxocenoses de lagartos na Caatinga fossem estruturadas em dieta e microhabitat, e com base em fatores históricos (Vitt,

1995). Ainda que as análises não tenham sido efetivamente com base em simulações ou randomizações de modelo nulo, mas sim de caráter dedutivo, estas observações foram corroboradas com os resultados do presente estudo, ressaltando o fato de que na Caatinga, as espécies de lagartos apresentam essa segregação de nicho que reflete na estrutura da taxocenose, e possui fortes influências de fatores históricos. Curiosamente, os resultados encontrados no PARNA Serra da Capivara, foram também estritamente semelhantes aos observados em enclaves de FTSS inseridas no Cerrado (Werneck et al., 2009). Algumas teorias recentes consideram a Caatinga como o núcleo de origem dos enclaves de FTSSs existentes na América do Sul, e, inclusive por este motivo, a Caatinga é considerada por alguns autores como uma grande FTSS ou um complexo destas, e portanto devem até ser consideradas como uma unidade fitogeográfica única (Prado, 2000). Ainda que resultados apenas baseados na dieta de duas taxocenoses locais sejam bastante preliminares, foi possível observar uma congruência no comportamento e estrutura das taxocenoses de lagartos entre a Caatinga e as FTSSs, o que pode ser interessante do ponto de vista da relação entre estes dois ambientes.

Dentre as duas principais hipóteses explanatórias para a existência de estrutura de comunidades, foi possível corroborar com a hipótese histórica, de que fatores da história evolutiva das espécies podem predizer como as características ecológicas de cada espécie ou grupo filogenético irão se comportar dentro das taxocenoses, permitindo a coexistência das mesmas. Ainda que efeitos ecológicos possam estar de fato presentes e influentes, eles simplesmente podem estar agindo como fatores mantenedores destas relações interespecíficas. Ainda que nosso estudo tenha sido conduzido em apenas uma época específica do ano, não contemplando a estação chuvosa, existem estudos semelhantes que foram conduzidos desta maneira (e.g., Mesquita et al., 2006a; Mesquita et al., 2006b), devido a indícios de que a estrutura das

taxocenoses não deva ser tão afetada pela sazonalidade (Pedro, 2013). Ainda mais, certas características biológicas de lagartos, como o acúmulo de gordura corporal durante determinadas estações do ano (Colli et al., 2002), podem remover ou diminuir o efeito da sazonalidade nos padrões de estrutura observados.

O presente estudo corrobora com o proposto para Caatinga (Vitt, 1995), de que as taxocenoses de lagartos na Caatinga estariam estruturadas em diversos eixos do nicho ecológico, incluindo dieta, e que estas poderiam ser explicadas principalmente por fatores históricos. Além disso, o estudo adiciona um ponto a mais na questão sobre as relações entre a Caatinga e os enclaves de FTSS. Por uma perspectiva pontual, também inclui dados descritivos da dieta de quatro espécies de lagartos pela primeira vez na literatura, assim como suas relações com outras espécies da taxocenose. No entanto, a realização das mesmas análises deste estudo, levando em consideração outros eixos do nicho ecológico, como microhabitat, história de vida, atividade, etc, além da inclusão de dados da estação chuvosa podem auxiliar a clarificar mais os resultados observados e permitir melhores conclusões. Igualmente, análises filogenéticas comparativas mais refinadas, que consideram a distância filogenética exata entre as espécies, seriam de grande valia para corroborar e determinar a intensidade dos sinais filogenéticos observados na taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara.

Bibliografia

ALBUQUERQUE, N. R., A. S. C. COSTA-URQUIZA, M. P. SOARES, L. S. ALVES, e M. V. S. URQUIZA. 2013. Diet of two sit-and-wait lizards, *Phyllopezus pollicaris* (Spix, 1825) (Phyllodactylidae) and *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818)

- (Gekkonidae) in a perianthropic area of Mato Grosso do Sul, western Brazil. *Biota Neotropica*. 13:376-381.
- ANDRADE, M. J. M., R. F. D. SALES, e E. M. X. FREIRE. 2013. Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotropica*. 13:199-209.
- BARROS, F. C., A. HERREL, e T. KOHLSDORF. 2011. Head shape evolution in Gymnophthalmidae: does habitat use constrain the evolution of cranial design in fossorial lizards? *Journal of Evolutionary Biology*. 24:2423-2433.
- BENTON, T. G., J. A. VICKERY, e J. D. WILSON. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*. 18:182-188.
- BROOKS, D. R., e D. A. MCLENNAN. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- BUCHMANN, C. M., F. M. SCHURR, R. NATHAN, e F. JELTSCH. 2012. Habitat loss and fragmentation affecting mammal and bird communities—the role of interspecific competition and individual space use. *Ecological Informatics*.
- BURNABY, T. P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. *Biometrics*. 22:96-110.
- CADLE, J. E., e H. W. GREENE. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages, p. 281-293. *In*: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. R. E. Ricklefs e D. Schluter (eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- CARVALHO, A. L. G., M. R. BRITTO, e D. S. FERNANDES. 2013. Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): distribution, endemism, and area relationships in South America. *PloS one*. 8:e59736.

- CHECHIN, S. Z., e M. MARTINS. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (*pitfall traps*) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 17:729-740.
- CODY, M. L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press.
- COLLI, G. R., R. P. BASTOS, e A. F. B. ARAÚJO. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna, p. 223-241. *In: The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. P. S. Oliveira e R. J. Marquis (eds.). Columbia University Press, New York, NY.
- COLLI, G. R., R. CONSTANTINO, e G. C. COSTA. 2006. Lizards and termites revisited. *Austral ecology*. 31:417-424.
- COLSTON, T. J., G. C. COSTA, e L. J. VITT. 2010. Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society*. 101:476-486.
- CONNELL, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*:131-138.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs *Science*. 199:1302-1310.
- COOPER JR, W. E. 1995. Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Animal Behaviour*. 50:973-985.
- CORN, P. S. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. *In: Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. Hayek, e M. Foster (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

- COSTA, G. C., G. R. COLLI, e R. CONSTANTINO. 2008a. Can lizard richness be driven by termite diversity? Insights from the Brazilian Cerrado. *Canadian Journal of Zoology*. 86:1-9.
- COSTA, G. C., L. J. VITT, E. R. PIANKA, D. O. MESQUITA, e G. R. COLLI. 2008b. Optimal foraging constrains macroecological patterns: body size and dietary niche breadth in lizards. *Global Ecology and Biogeography*. 17:670-677.
- DIAS, E. J. R., e C. F. D. ROCHA. 2007. Niche differences between two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *C. ocellifer*, Teiidae) in the restinga habitat of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 67:41-46.
- FAUTH, J. E., J. BERNARDO, M. CAMARA, W. J. RESETARITS, J. VAN BUSKIRK, e S. A. MCCOLLUM. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist*:282-286.
- FRANÇA, F. G. R., D. O. MESQUITA, C. NOGUEIRA, e A. F. B. ARAUJO. 2008. Phylogeny and ecology determine morphological structure in a snake assemblage in the Central Brazilian Cerrado. *Copeia*. 2008:20-36.
- FROST, D. R., M. T. RODRIGUES, T. GRANT, e T. A. TITUS. 2001. Phylogenetics of the Lizard Genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): Direct Optimization, Descriptive Efficiency, and Sensitivity Analysis of Congruence Between Molecular Data and Morphology. *Molecular phylogenetics and evolution*. 21:352-371.
- GAUTHIER, J. A., M. KEARNEY, J. A. MAISANO, O. RIEPPEL, e A. D. BEHLKE. 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.
- GIANNINI, N. P. 2003. Canonical phylogenetic ordination. *Systematic Biology*. 52:684-695.

- GIUGLIANO, L. G., C. C. NOGUEIRA, P. H. VALDUJO, R. G. COLLEVATTI, e G. R. COLLI. 2013. Cryptic diversity in South American Teiinae (Squamata, Teiidae) lizards. *Zoologia Scripta*. 42:473-487.
- GOTELLI, N. J., e G. L. ENTSMINGER. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. version 7.0.
- GRIZANTE, M. B. 2009. Relações evolutivas entre ecologia e morfologia serpentiforme em espécies de lagartos microteiídeos (Sauria: Gymnophthalmidae). Tese. Universidade de São Paulo.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*. 131:1292-1297.
- HELMUS, M. R., W. B. KELLER, M. J. PATERSON, N. D. YAN, C. H. CANNON, e J. A. RUSAK. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters*. 13:162-174.
- HELMUS, M. R., K. SAVAGE, M. W. DIEBEL, J. T. MAXTED, e A. R. IVES. 2007. Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*. 10:917-925.
- HORNER-DEVINE, M. C., e B. J. BOHANNAN. 2006. Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. *Ecology*. 87:S100-S108.
- HUBBELL, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). Princeton University Press.
- HUEY, R. B., e E. R. PIANKA. 1981. Ecological consequences of foraging mode.
- JOLICOEUR, P. 1963. The Multivariate Generalization of the Allometry Equation. *Biometrics*. 19:497-499.
- KELT, D. A., J. H. BROWN, E. J. HESKE, P. A. MARQUET, S. R. MORTON, J. R. REID, K. A. ROGOVIN, e G. SHENBROT. 1996. Community structure of desert small mammals: comparisons across four continents. *Ecology*:746-761.

- LEMONS, J. R. 2004. Composição florística do Parque Nacional Serra da Capivara, Piauí, Brasil. *Rodriguésia*. 55:55-66.
- LENIHAN, H. S., S. J. HOLBROOK, R. J. SCHMITT, e A. J. BROOKS. 2011. Influence of corallivory, competition, and habitat structure on coral community shifts. *Ecology*. 92:1959-1971.
- LOSOS, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*. 77:1344-1354.
- LYNCH, M. 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnology and Oceanography*. 24:253-272.
- MACARTHUR, R. H., e E. O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- MAGNUSSON, W. E., e E. V. DA SILVA. 1993. Relative effects of size, season and species on the diets of some Amazonian savanna lizards. *Journal of Herpetology*:380-385.
- MENEZES, V. A., M. V. SLUYS, A. F. FONTES, e C. F. D. ROCHA. 2011. Living in a caatinga-rocky field transitional habitat: ecological aspects of the whiptail lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) in northeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*. 28:8-16.
- MESQUITA, D. O., e G. R. COLLI. 2003. The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a neotropical savanna. *Journal of Herpetology*. 37:498-509.
- MESQUITA, D. O., G. R. COLLI, F. G. R. FRANÇA, e L. J. VITT. 2006a. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia*:460-471.

- MESQUITA, D. O., G. R. COLLI, e W. L. MONTGOMERY. 2003. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia*. 2003:285-298.
- MESQUITA, D. O., G. C. COSTA, e G. R. COLLI. 2006b. Ecology of an Amazonian savanna lizard assemblage in Monte Alegre, Pará state, Brazil. *South American Journal of Herpetology*. 1:61-71.
- MORIN, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs*. 53:119-138.
- MORTON, S. R., e C. D. JAMES. 1988. The diversity and abundance of lizards in arid Australia: a new hypothesis. *American Naturalist*:237-256.
- PASSOS, D. C., D. C. LIMA, e D. M. BORGES-NOJOSA. 2011. A new species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) of the semitaeniatus group from a semiarid area in Northeastern Brazil. *Zootaxa*. 2930:60-68.
- PEDRO, C. K. B. 2013. Ecologia de uma taxocenose de lagartos da Reserva Biológica Guaribas, Paraíba, Brasil. Monografia, Universidade Federal da Paraíba.
- PIANKA, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4:53-74.
- PIANKA, E. R., e L. J. VITT. 2003. Lizards: windows to the evolution of diversity. Univ of California Press.
- PRADO, D. 2003. As Caatingas da América do Sul, p. 3-73. *In*: Ecologia e conservação da Caatinga. I. R. Leal, M. Tabarelli, e J. M. C. Silva (eds.). Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- PRADO, D. E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*. 57:437-461.

- PYRON, A., F. T. BURBRINK, e J. J. WIENS. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. BMC Evolutionary Biology. 13:doi:10.1186/1471-2148-13-93.
- RIBEIRO, L. B., e E. M. X. FREIRE. 2011. Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. Iheringia. Série Zoologia. 101:225-232.
- ROCHA, P. L. B., e M. T. RODRIGUES. 2005a. Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River, Northeastern Brazil. Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo). 45:261-284.
- ROCHA, P. L. B., e M. T. RODRIGUES. 2005b. Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River, northeastern Brazil. Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo). 45:261-284.
- ROHLF, F. J., e F. L. BOOKSTEIN. 1987. A comment on shearing as a method for “size correction”. Systematic Biology. 36:356-367.
- SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. Nature. 163:688.
- SOMERS, K. M. 1986. Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. Systematic Biology. 35:359-368.
- TEIXEIRA, R. L., K. ROLDI, e D. VRCIBRADIC. 2005. Ecological comparisons between the sympatric lizards *Enyalius bilineatus* and *Enyalius brasiliensis* (Iguanidae, Leiosaurinae) from an Atlantic Rain-Forest area in southeastern Brazil. Journal of Herpetology. 39:504-509.
- TER BRAAK, C. J. F., e P. SMILAUER. 2002. CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY.

- VAN SLUYS, M., C. F. D. ROCHA, D. VRCIBRADIC, C. A. B. GALDINO, e A. F. FONTES. 2004. Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology*. 38:606-611.
- VANZOLINI, P. E., A. M. M. RAMOS-COSTA, e L. J. VITT. 1980. Répteis das Caatingas. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*. 1:1-29.
- VITT, L. J. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*. 1:1-29.
- VITT, L. J., e G. R. COLLI. 1994. Geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology*. 72:1986-2008.
- VITT, L. J., e E. R. PIANKA. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 102:7877-7881.
- VITT, L. J., E. R. PIANKA, W. E. COOPER JR, e K. SCHWENK. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*. 162:44-60.
- VITT, L. J., e P. A. ZANI. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology*. 74:1313-1335.
- VITT, L. J., P. A. ZANI, e M. C. ESPÓSITO. 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. *Oikos*:286-294.
- VITT, L. J., P. A. ZANI, e A. C. MARINHO LIMA. 1997. Heliotherms in tropical rain forest: the ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curuá-Una of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 13:199-220.
- WEBB, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*. 156:145-155.

- WERNECK, F. P., G. R. COLLI, e L. J. VITT. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral ecology*. 34:97-115.
- WIENS, J. J., e C. H. GRAHAM. 2005. Niche Conservatism: Integration Evolution, Ecology and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36:519-539.
- WINEMILLER, K. O., e E. R. PIANKA. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*. 60:27-55.
- ZAMPROGNO, C., M. ZAMPROGNO, e R. L. TEIXEIRA. 2001. Evidence of terrestrial feeding in the arboreal lizard *Enyalius bilineatus* (Sauria, Polychrotidae) of South-Eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. 61:91-94.
- ZARET, T. M., e A. S. RAND. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*:336-342.

Figuras e Tabelas



Figura 1: Mapa esquemático demonstrando a localização da área de estudo e os 10 pontos amostrais. 1 e 2 se referem aos transectos delimitados no estudo onde foram montados os conjuntos de armadilhas.

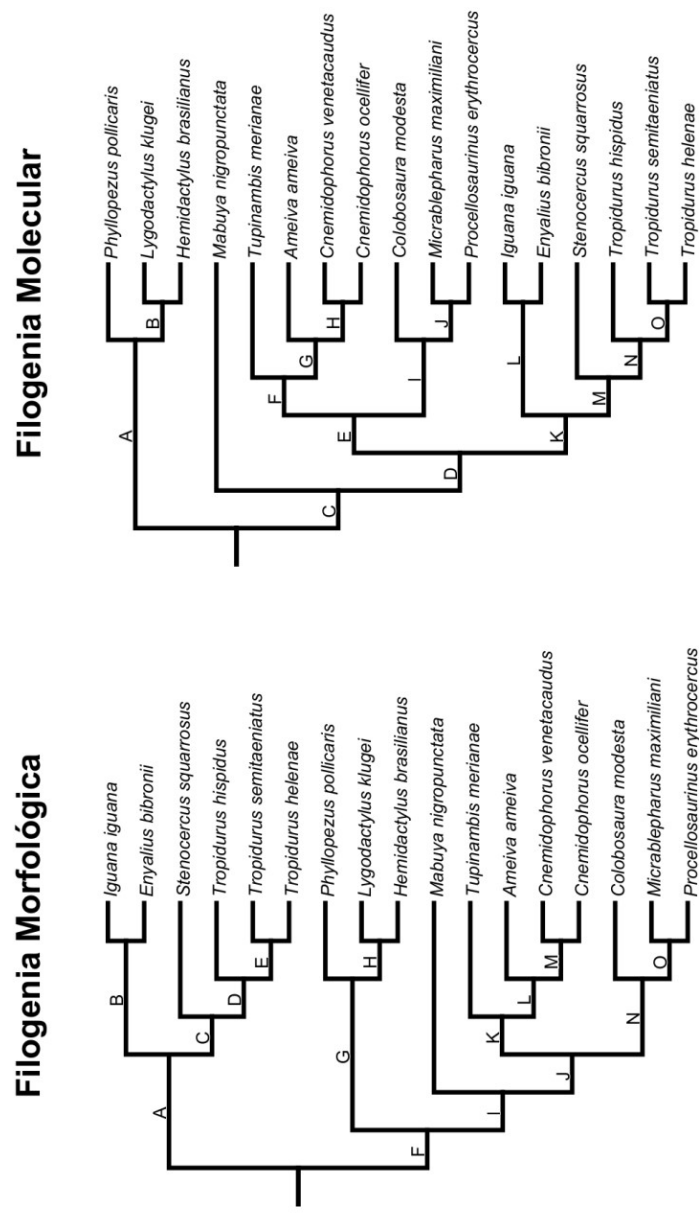


Figura 2. Relações filogenéticas reduzidas das espécies da taxocenose de lagartos do Parque Nacional Serra da Capivara – PI para os dados de morfometria. As relações da filogenia molecular são baseadas em (Pyrón et al., 2013) e as relações da filogenia morfológica são baseadas em (Gauthier et al., 2012). Relações complementares dbaseadas em (Giugliano et al., 2013; Frost et al., 2001).

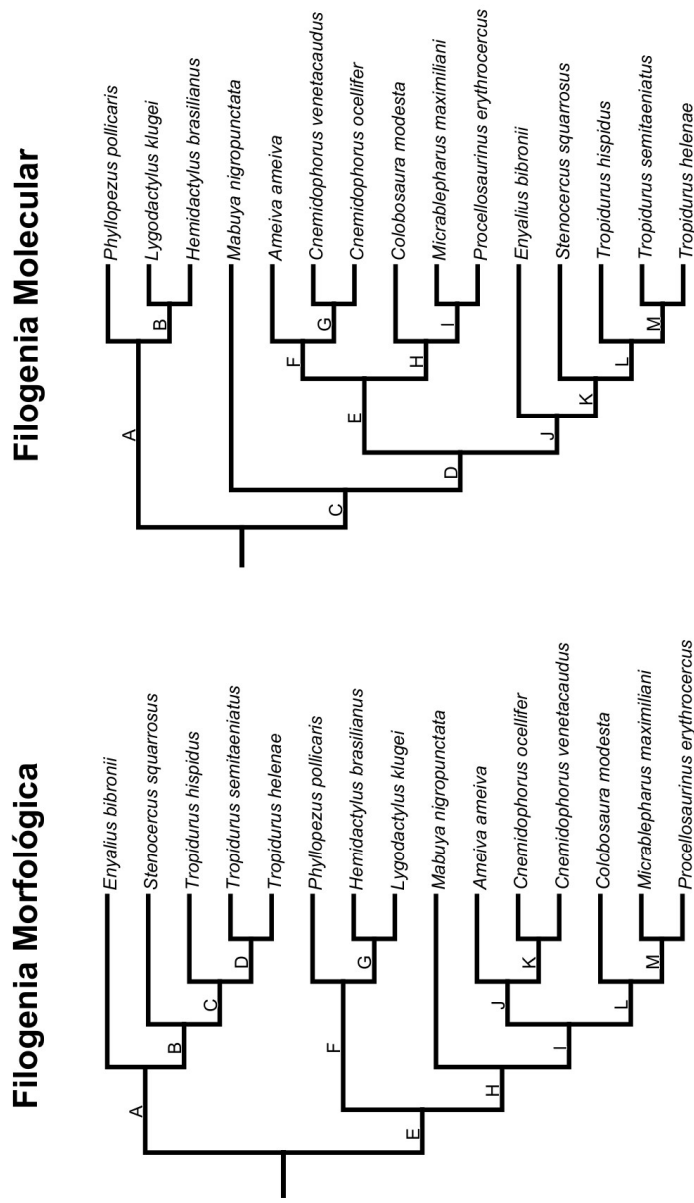


Figura 3. Relações filogenéticas reduzidas das espécies da taxocenose de lagartos do Parque Nacional Serra da Capivara – PI para os dados de dieta. As relações da filogenia molecular são baseadas em (Pyrón et al., 2013) e as relações da filogenia morfológica são baseadas em (Gauthier et al., 2012). Relações complementares baseadas em (Giugliano et al., 2013; Frost et al., 2001).

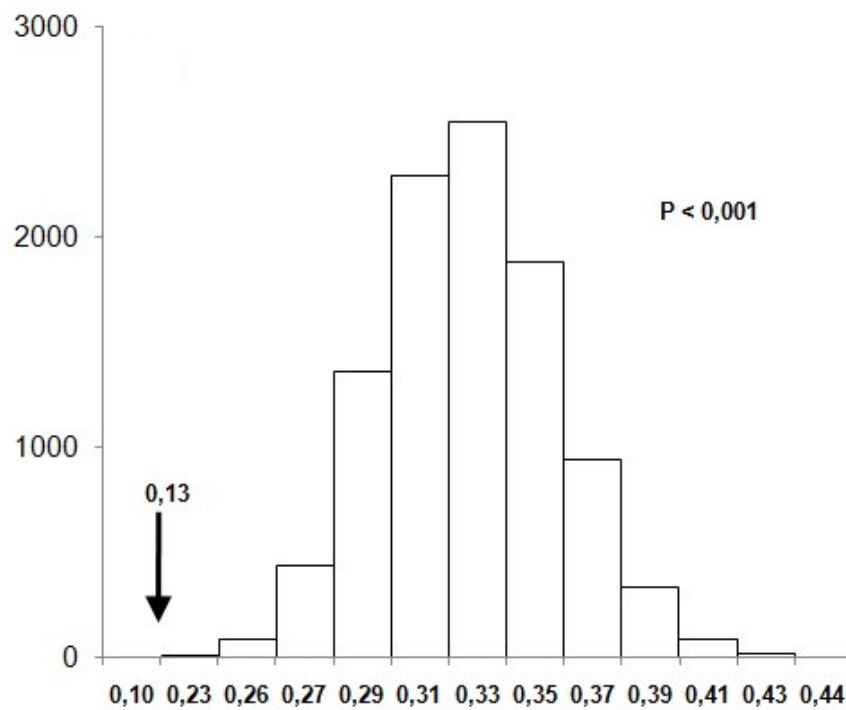


Figura 4: Valores da média de sobreposição observada (seta preta), comparada com a frequência das médias esperadas (barras brancas) para sobreposição do nicho alimentar da taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara – PI.

Tabela 1. Valores brutos das médias de cada variável morfométrica para as espécies da taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara - PI.

Referências das espécies são: A.a = *Ameiva ameiva*, C.m = *Colobosaura modesta*, C.o = *Cnemidophorus ocellifer*, C.v = *Cnemidophorus*

venetacaudus, E.b = *Enyalius bibronii*, H.b= *Hemidactylus brasilianus*, L.i = *Iguana iguana*, L.k = *Lygodactylus klugei*, M.m = *Micrablepharus*

maximiliani, M.n = *Mabuya nigropunctata*, P.e = *Procellosaurinus erythrocerus*, P.p = *Phyllopezus pollicaris*, S.s = *Stenocercus squarrosus*,

T.hi = *Tropidurus hispidus*, T.he = *Tropidurus helenae*, T.s = *Tropidurus semitaeniatus*, T.m = *Tupinambis merianae*.

Espécies									
	CRC	LCO	ACO	LCA	ACA	CCA	CMANT	CMPOST	
A. a.	73,96 ± 25,56	12,50 ± 4,34	9,21 ± 3,42	9,88 ± 3,39	8,57 ± 2,92	17,84 ± 5,53	27,72 ± 10,54	57,56 ± 19,48	
C. m.	43,95 ± 5,96	6,27 ± 1,09	4,61 ± 1,06	5,45 ± 0,78	3,42 ± 0,69	8,35 ± 1,04	8,52 ± 1,34	13,85 ± 1,94	
C. o.	57,75 ± 17,47	10,42 ± 2,77	7,73 ± 2,12	8,28 ± 2,16	6,71 ± 1,84	14,47 ± 3,76	21,18 ± 5,74	42,50 ± 10,60	
C. v.	65,03 ± 10,29	11,13 ± 2,10	8,01 ± 1,31	8,78 ± 1,14	7,22 ± 1,95	15,53 ± 2,19	23,58 ± 3,70	48,07 ± 7,55	
E. b.	74,93 ± 22,44	11,04 ± 3,00	12,15 ± 4,98	15,23 ± 4,99	11,42 ± 3,24	18,91 ± 6,01	37,29 ± 9,48	65,29 ± 17,93	
H. b.	45,06 ± 8,75	8,70 ± 1,32	6,28 ± 0,79	8,77 ± 0,78	5,06 ± 0,52	11,86 ± 1,06	14,41 ± 2,46	17,97 ± 2,35	
I. i.	275,00	57,80	56,39	30,56	32,80	50,59	109,10	154,15	
L. k.	25,76 ± 5,00	4,75 ± 1,49	3,29 ± 0,83	4,36 ± 0,66	3,29 ± 1,29	6,62 ± 1,19	9,27 ± 1,64	10,90 ± 1,84	

M. m.	41,34 ± 4,56	6,84 ± 0,71	4,62 ± 0,83	5,28 ± 0,44	3,27 ± 0,37	7,96 ± 0,58	10,94 ± 1,17	16,55 ± 1,48
M. n.	82,20 ± 12,26	13,64 ± 1,67	11,05 ± 1,98	10,55 ± 1,22	7,48 ± 0,84	14,47 ± 1,39	22,48 ± 2,29	33,90 ± 10,30
P. e.	30,59 ± 2,73	4,46 ± 1,06	3,00 ± 0,54	3,72 ± 0,33	2,28 ± 0,30	5,75 ± 0,48	7,12 ± 0,96	11,34 ± 1,26
P. p.	60,65 ± 15,70	10,72 ± 2,34	6,55 ± 1,60	11,35 ± 2,08	5,99 ± 0,97	15,61 ± 3,09	19,43 ± 3,74	26,34 ± 5,24
S. s.	76,21 ± 14,40	18,88 ± 4,61	10,63 ± 0,35	15,82 ± 1,88	12,04 ± 1,63	18,30 ± 2,68	34,57 ± 4,77	43,44 ± 6,68
T. he.	67,39 ± 10,90	16,05 ± 3,14	6,23 ± 1,30	11,16 ± 1,78	5,67 ± 1,56	15,14 ± 2,49	35,05 ± 5,50	51,90 ± 8,12
T. hi.	62,21 ± 19,65	14,62 ± 5,11	9,55 ± 3,79	11,97 ± 3,83	7,53 ± 2,53	14,93 ± 4,29	29,60 ± 9,00	45,56 ± 13,94
T. m.	285,00	50,46	40,47	38,84	30,32	57,22	93,19	151,71
T. s.	66,67 ± 13,21	16,86 ± 4,18	6,55 ± 1,38	11,29 ± 2,33	5,20 ± 1,12	14,83 ± 2,79	34,96 ± 6,62	51,00 ± 8,98

Tabela 2. Valores das médias de cada variável morfométrica ajustada (removendo o efeito do tamanho do corpo) e tamanho do corpo para as espécies da taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara - PI. Referências das espécies semelhantes à Tabela 1.

Espécies	Variáveis morfométricas (em mm)								
	TCO	CRC	LCO	ACO	LCA	ACA	CCA	CMANT	CMPOST
A. a.	3,59 ± 0,37	0,58 ± 0,01	-0,19 ± 0,05	-0,33 ± 0,04	-0,29 ± 0,02	-0,35 ± 0,02	-0,03 ± 0,02	0,15 ± 0,04	0,47 ± 0,03
C. m.	2,59 ± 0,18	0,72 ± 0,02	-0,12 ± 0,03	-0,26 ± 0,06	-0,18 ± 0,04	-0,39 ± 0,04	0,00 ± 0,01	0,01 ± 0,03	0,22 ± 0,04
C. o.	3,32 ± 0,32	0,56 ± 0,09	-0,17 ± 0,04	-0,30 ± 0,04	-0,27 ± 0,03	-0,36 ± 0,03	-0,03 ± 0,02	0,13 ± 0,02	0,44 ± 0,03
C. v.	3,45 ± 0,18	0,59 ± 0,02	-0,18 ± 0,04	-0,32 ± 0,05	-0,28 ± 0,02	-0,37 ± 0,08	-0,03 ± 0,02	0,15 ± 0,02	0,46 ± 0,02
E. b.	3,81 ± 0,35	0,51 ± 0,01	-0,32 ± 0,06	-0,29 ± 0,05	-0,18 ± 0,02	-0,30 ± 0,02	-0,09 ± 0,01	0,21 ± 0,02	0,45 ± 0,02
H. b.	3,00 ± 0,12	0,57 ± 0,16	-0,12 ± 0,05	-0,27 ± 0,05	-0,12 ± 0,03	-0,36 ± 0,04	0,01 ± 0,04	0,09 ± 0,09	0,19 ± 0,04
I. i.	5,26	0,58	-0,10	-0,11	-0,38	-0,34	-0,16	0,18	0,33
L. k.	2,29 ± 0,29	0,59 ± 0,03	-0,16 ± 0,10	-0,31 ± 0,06	-0,18 ± 0,04	-0,32 ± 0,09	0,00 ± 0,03	0,15 ± 0,07	0,22 ± 0,05
M. m.	2,65 ± 0,08	0,67 ± 0,09	-0,10 ± 0,04	-0,28 ± 0,06	-0,21 ± 0,03	-0,42 ± 0,04	-0,04 ± 0,03	0,10 ± 0,04	0,28 ± 0,04
M. n.	3,54 ± 0,15	0,66 ± 0,02	-0,12 ± 0,01	-0,21 ± 0,04	-0,23 ± 0,03	-0,38 ± 0,03	-0,09 ± 0,02	0,10 ± 0,02	0,27 ± 0,08
P. e.	2,18 ± 0,10	0,71 ± 0,03	-0,13 ± 0,06	-0,30 ± 0,06	-0,20 ± 0,03	-0,42 ± 0,05	-0,01 ± 0,03	0,08 ± 0,05	0,28 ± 0,03

P. p.	$3,28 \pm 0,25$	$0,60 \pm 0,12$	$-0,14 \pm 0,04$	$-0,36 \pm 0,05$	$-0,11 \pm 0,03$	$-0,39 \pm 0,05$	$0,03 \pm 0,03$	$0,12 \pm 0,03$	$0,25 \pm 0,03$
S. s.	$3,84 \pm 0,17$	$0,52 \pm 0,03$	$-0,09 \pm 0,05$	$-0,33 \pm 0,06$	$-0,16 \pm 0,03$	$-0,28 \pm 0,02$	$-0,10 \pm 0,01$	$0,18 \pm 0,01$	$0,28 \pm 0,01$
T. he.	$3,54 \pm 0,20$	$0,57 \pm 0,03$	$-0,06 \pm 0,08$	$-0,47 \pm 0,06$	$-0,21 \pm 0,03$	$-0,51 \pm 0,06$	$-0,08 \pm 0,05$	$0,29 \pm 0,04$	$0,46 \pm 0,03$
T. hi.	$3,54 \pm 0,37$	$0,52 \pm 0,02$	$-0,11 \pm 0,04$	$-0,30 \pm 0,06$	$-0,19 \pm 0,02$	$-0,40 \pm 0,06$	$-0,10 \pm 0,03$	$0,20 \pm 0,04$	$0,39 \pm 0,06$
T. m.	5,21	0,61	-0,14	-0,24	-0,25	-0,36	-0,08	0,13	0,34
T. s.	$3,53 \pm 0,25$	$0,57 \pm 0,02$	$-0,03 \pm 0,04$	$-0,44 \pm 0,05$	$-0,20 \pm 0,02$	$-0,54 \pm 0,03$	$-0,08 \pm 0,02$	$0,29 \pm 0,02$	$0,45 \pm 0,02$

Tabela 3. Volume percentual (V%) de cada espécie para cada categoria de presa e largura do nicho volumétrico (B) de cada espécie de lagarto na taxocenose do PARNA Serra da Capivara – PI. Legendas das espécies semelhantes às referidas na Tabela 1.

Categoria de presa	Volume percentual para cada espécie (%)														
	A. a.	C. m.	C. o.	C. v.	E. b.	H. b.	L. k.	M. m.	M. n.	P. e.	P. p.	S. s.	T. he.	T. hi.	T. s.
Acari	-	-	0,31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03	-
Aranae	21,89	7,23	16,00	41,42	1,31	-	-	50,85	13,07	19,62	18,15	24,84	0,55	5,85	0,96
Blattaria	-	92,34	-	-	-	-	-	12,07	-	68,44	2,10	-	-	1,41	-
Coleoptera	-	-	0,91	-	25,21	3,78	2,40	-	-	-	4,16	17,56	6,44	5,26	0,07
Diplopoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,07	-
Diptera	-	-	-	-	-	-	18,35	-	-	-	-	-	2,31	-	0,49
Gastropoda	-	-	-	0,52	-	-	-	0,70	-	-	-	-	-	-	-
Hemiptera	-	-	-	0,46	-	-	-	-	-	-	1,03	-	0,24	0,15	0,68
Hymenoptera															
Formicidae	-	-	-	-	73,48	-	19,26	-	-	-	0,49	18,80	28,30	42,36	10,80

Tabela 4. Sobreposição de nicho para os dados de dieta para a taxocenose de lagartos do PARNA Serra da Capivara – PI, considerando todas as espécies de lagartos.

Valores da sobreposição de nicho															
	A. a.	C. m.	C. o.	C. v.	E. b.	H. b.	L. k.	M. m.	M. n.	P. e.	P. p.	S. s.	T. he.	T. hi.	T. s.
A. a.		0.016	0.311	0.280	0.013	0.015	0.015	0.178	0.026	0.044	0.256	0.214	0.050	0.202	0.132
C. m.			0.004	0.006	0.000	0.000	0.000	0.198	0.016	0.771	0.080	0.006	0.000	0.125	0.000
C. o.				0.376	0.031	0.076	0.006	0.108	0.056	0.394	0.583	0.221	0.070	0.274	0.049
C. v.					0.005	0.057	0.002	0.628	0.010	0.329	0.531	0.086	0.074	0.166	0.074
E. b.						0.011	0.011	0.004	0.001	0.001	0.104	0.469	0.089	0.433	0.017
H. b.							0.001	0.214	0.000	0.074	0.104	0.009	0.010	0.156	0.004
L. k.								0.000	0.000	0.000	0.005	0.006	0.043	0.009	0.205
M. m.									0.042	0.204	0.115	0.156	0.008	0.162	0.006
M. n.										0.002	0.006	0.255	0.004	0.297	0.010
P. e.											0.595	0.026	0.052	0.179	0.003
P. p.												0.118	0.096	0.251	0.182

S. s.	0.055	0.420	0.023
T. he.		0.103	0.121
T. hi.			0.212
T. s.			

Tabela 5. Resultados dos testes de permutação (dados morfométricos) de Monte Carlo (9,999 permutações) individuais realizados na ordenações filogenéticas canônicas (CPO) para cada grupo dentro das duas hipóteses filogenéticas (Definidas na Figura 2), para todas as espécies de lagarto da taxocenose do PARNA Serra da Capivara – PI. Valores em **negrito** referentes à $P < 0,05$. * A variação percentual é relativa à variação total (valor descrito abaixo da coluna variação).

Grupo(s)	Variação			Variação		
	Variação %	F	P	Variação %	F	P
	*Total = 0,013			*Total = 0,013		
<i>Filogenia molecular</i>						
I	0,004	30,77%	6,142	0,004	30,77%	6,142
O	0,003	23,08%	3,857	0,003	23,08%	3,857
J	0,003	23,08%	3,686	0,003	23,08%	3,686
K	0,003	23,08%	3,337	0,003	23,08%	3,337
B	0,002	15,38%	2,297	0,002	15,38%	2,297
A/C	0,002	15,38%	2,179	0,002	15,38%	2,179
D	0,001	7,69%	1,628	0,001	7,69%	1,530
F	0,001	7,69%	1,53	0,001	7,69%	1,338

N	0,001	7,69%	1,338	0,2501	C	0,001	7,69%	1,165	0,2889
M	0,001	7,69%	1,165	0,2889	B	0,001	7,69%	1,065	0,3144
L	0,001	7,69%	1,065	0,3144	I	0,001	7,69%	0,664	0,4725
E	0,001	7,69%	0,643	0,4771	J	0,001	7,69%	0,643	0,4771
G	0,000	0,00%	0,383	0,6898	L	0,000	0,00%	0,383	0,6898
H	0,000	0,00%	0,209	0,8506	M	0,000	0,00%	0,209	0,8506
<i>Melhor modelo</i>	0,007	53,85%			<i>Melhor modelo</i>	0,007	53,85%		
I			0,0188		N			0,0183	
A/C			0,0196		G			0,0188	

Tabela 6. Resultados dos testes de permutação (dados de dieta) de Monte Carlo (9,999 permutações) individuais realizados na ordenações filogenéticas canônicas (CPO) para cada grupo e os melhores modelos dentro das duas hipóteses filogenéticas (Definidas na Figura 3), considerando todas as espécies de lagarto da taxocenose do PARNA Serra da Capivara – PI. Valores em negrito referentes à $P < 0,05$. * A variação percentual é relativa à variação total (valor descrito abaixo da coluna variação).

Grupo(s)	Variação			Variação		
	Grupo(s)	Variação %	F	P	Grupo(s)	Variação %
*Total = 2,216						
*Total = 2,216						
<i>Filogenia molecular</i>						
H	0,614	27,71%	3,924	0,0044	L	0,614 27,71% 3,924 0,0044
E	0,406	18,32%	2,358	0,0057	H	0,411 18,55% 2,391 0,0036
J	0,391	17,64%	2,257	0,0167	I	0,406 18,32% 2,358 0,0057
I	0,249	11,24%	1,348	0,2468	A/E	0,391 17,64% 2,257 0,0167
D	0,225	10,15%	1,206	0,2710	M	0,249 11,24% 1,348 0,2468
B	0,204	9,21%	1,088	0,3170	G	0,204 9,21% 1,088 0,3170
L	0,202	9,12%	1,074	0,3472	C	0,202 9,12% 1,074 0,3472
A/C	0,193	8,71%	1,023	0,3842	F	0,193 8,71% 1,023 0,3842

