



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

Tese de doutorado

**PADRÕES ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS EM LAGARTOS DA FAMÍLIA
GYMNOPHTHALMIDAE**

BRUNO HALLUAN SOARES DE OLIVEIRA

JOÃO PESSOA – PB

2021

BRUNO HALLUAN SOARES DE OLIVEIRA

PADRÕES ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS EM LAGARTOS DA FAMÍLIA
GYMNOPHTHALMIDAE

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba, como parte integrante dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita

JOÃO PESSOA – PB

2021

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

048p Oliveira, Bruno Halluan Soares.
Padrões ecológicos e evolutivos em lagartos da família
Gymnophthalmidae / Bruno Halluan Soares Oliveira. -
João Pessoa, 2021.
136 f. : il.

Orientação: Daniel Oliveira Mesquita.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Zoologia. 2. Taxas de diversificação. 3. Morfologia.
4. Adaptações. 5. Nicho trófico. 6. . I. Mesquita,
Daniel Oliveira. II. Título.

UFPB/BC

CDU 591-2/-9:598.1(043)

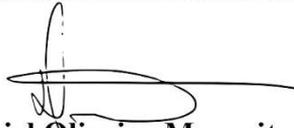
BRUNO HALLUAN SOARES DE OLIVEIRA

PADRÕES ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS EM LAGARTOS DA FAMÍLIA
GYMNOPHTHALMIDAE

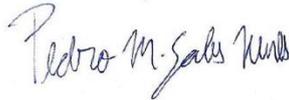
Esta tese foi julgada e aprovada para obtenção do Grau de
Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia, no Programa
de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal da Paraíba.

João Pessoa, 26 de março de 2021

BANCA EXAMINADORA:



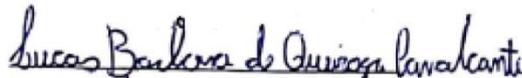
Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita (Orientador)
Universidade Federal da Paraíba – UFPB



Prof. Dr. Pedro Murilo Sales Nunes (Titular externo)
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE



Prof. Dr. Frederico Gustavo Rodrigues França (Titular externo)
Universidade Federal da Paraíba – UFPB



Prof. Dr. Lucas Barbosa de Queiroga Cavalcanti (Titular externo)
Universidade Estadual Vale do Acaraú – UVA



Prof. Dr. Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto (Titular interno)
Universidade Federal da Paraíba – UFPB

Prof. Dr. Geraldo Jorge Barbosa de Moura (Suplente externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

Dr. Fagner Ribeiro Delfim (Suplente interno)
Universidade Federal da Paraíba – UFPB

Aos cientistas brasileiros (e aspirantes), em especial aos amantes das Ciências Naturais, que dedicam suas vidas para compreender a complexidade da vida em suas mais diversas formas.

AGRADECIMENTOS

Esta tese foi construída com ajuda e colaboração de muitas pessoas, que de forma direta ou indiretamente tornaram possível a construção e finalização desse trabalho durante os meus últimos quatro anos de doutorado. Por isso, queria expressar a minha profunda gratidão a todos eles.

Primeiramente, agradeço ao meu orientador, o Prof. Daniel Mesquita, que me acompanha e orienta nessa carreira acadêmica e científica desde o meu mestrado. Agradeço por todos os ensinamentos, apoio e oportunidades concedidas durante todos esses últimos anos de trabalho em colaboração.

Ao Prof. Guarino Colli, que também foi parte fundamental na construção desse trabalho. Agradeço por todas as dicas, suporte, reuniões virtuais e as várias ideias que fizeram deste trabalho o que ele é hoje.

Ao Prof. Laurie Vitt, que me serviu de inspiração desde os meus primórdios na caminhada da herpetologia, e hoje tenho a oportunidade de tê-lo como colaborador dessa pesquisa. Agradeço também pelo fornecimento de vários dados dos lagartos gimnoftalmídeos.

Aos professores que aceitaram compor a banca examinadora deste trabalho, Pedro Nunes, Frederico França, Lucas Cavalcanti, Pedro Estrela, Geraldo Moura e Fagner Delfim. Obrigado pela disponibilidade em avaliar esse trabalho e contribuir para seu melhor crescimento.

À Coleção Herpetológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, na pessoa do seu curador, o Prof. Dr. Hussam Zaher, e a responsável pela coleção, a Dr^a. Aline Benetti, por me concederem autorização para examinar os espécimes da coleção.

Aos funcionários do MZUSP André e Francisco (Chico), que estiveram comigo durante minha estadia na Coleção de Herpetologia me auxiliando e dando todo o suporte durante os trabalhos laboratoriais.

Aos colegas herpetólogos da Coleção Herpetológica da UFPB (e agregados) que conviveram comigo nesses últimos quatro anos, pelas reuniões, conversas científicas e cafés em Soraya, Fagner, Lucas (Libélula), Daniel Santana, Stéphanie, Lissa, Izabel, Arielson,

Adonias, João, Aldenir, Joedma, Ralph, Breno, Bia, Marcelo, Reza e Nasim, Jó, Lucas (macho alfa) e Thainá.

Aos professores do PPGCB, e àqueles professores externos que porventura ministraram algum curso/disciplina/palestra durante esse período. Os conhecimentos adquiridos com eles ao longo desses anos também foram essenciais para a construção desse trabalho. Destaque especial aqui ao Prof. Pablo Martinez, da UFS, que ministrou a disciplina “Métodos comparativos filogenéticos” e me fez entender melhor minha própria tese, haha.

Aos colegas do PPGCB, com quem dividi vários momentos, que certamente ficarão para sempre em minha memória. Vários momentos de discussão científica, conversas aleatórias, happy hours e até as fofocas dos corredores do DSE.

Às colegas que me ofereçam abrigo em João Pessoa durante os processos de seleção e início do doutorado, Romilda, Ellori e Rafaela. Em especial também à minha amiga Romilda pela companhia e parceria de sempre durante esses anos.

À todos os meus familiares e amigos próximos, que compreenderam minhas “ausências” e meu isolamento social mesmo antes da pandemia, além de todo o apoio e incentivo para a realização dessa pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte financeiro, que foi essencial durante esses anos de doutorado.

A todos, meu muito obrigado!

“Foi o tempo que dedicastes à tua rosa que a fez tão importante”

(Antoine de Saint-Exupéry)

RESUMO

A família Gymnophthalmidae é uma família de lagartos neotropicais de habitats e hábitos diversos. Embora os estudos envolvendo a família venham crescendo nos últimos anos, estes concentram-se em estudos taxonômicos e propostas filogenéticas, tornando-se necessário ainda a compreensão de muitos aspectos ecológicos e evolutivos da família, bem como a elucidação de diversos fatores que podem interferir nesses aspectos. Dessa forma, este trabalho testou uma série de hipóteses comparativas filogenéticas de modo a avaliar os padrões ecológicos e evolutivos encontrados nessa família de lagartos. Para tal, coletamos dados biológicos e ecológicos de diversas espécies de gimnoftalmídeos através expedições de campo, conduzidas nos últimos anos, dados de espécimes depositados em coleções científicas e dados disponíveis na literatura. A partir desses dados, traçamos um panorama histórico das características ancestrais e verificamos quais características mais influenciam na diversificação da família. Nossos resultados mostraram que a subfamília Cercosaurinae é a principal responsável pelas altas taxas de diversificação do grupo, e essa diversificação está associada principalmente a ambientes de menor temperatura e precipitação. Além disso, nossos resultados também sugerem que a diversificação está relacionada a faixas estreitas de nicho, supondo que a especialização de nicho pode ser um dos fatores que também impulsionam a diversificação em Gymnophthalmidae. Os padrões tróficos adotados pela família possuem influência principalmente histórica, indicando uma conservação na dieta, especialmente quanto ao consumo de larvas, formigas e besouros. Contudo alguns tipos de presas, como baratas, cupins e larvas estão mais associadas aos fatores ambientais em que cada presa é frequentemente encontrada, indicando oportunismo das espécies. Também encontramos relação entre a amplitude de nicho trófico com a fossorialidade, indicando que as espécies fossoriais possuem menores amplitudes de nicho que as espécies não-fossoriais. As características de história de vida da família também possuem grande influência histórica, mostrando que muitas das características reprodutivas da família são conservadas filogeneticamente. Dessa forma, algumas estratégias reprodutivas são adotadas pelas espécies, de forma a aumentar o sucesso reprodutivo, como a produção de ninhadas com maiores massas em ambientes mais quentes e úmidos, como as florestas tropicais, e a produção de muitas ninhadas em locais de baixa temperatura.

Palavras-chave: taxas de diversificação, morfologia, adaptação, nicho trófico, história de vida.

ABSTRACT

The Gymnophthalmidae family is a family of Neotropical lizards with diverse habitats and habits. Although studies involving this family have been growing on last years, these focus on taxonomic studies and phylogenetic proposals, making it necessary still to understand many ecological and evolutionary aspects of the family, as well as the elucidation of several factors that may interfere in these aspects. Thus, this work tested a series of phylogenetic comparative hypotheses in order to evaluate the ecological and evolutionary patterns found in this lizard family. To this end, we collect biological and ecological data from various species of gymnophthalmids through field expeditions, conducted in last years, data from specimens deposited in scientific collections and data available in the literature. From these data, we draw a historical panorama of the ancestral characteristics and verify which characteristics most influence the diversification of the family. Our results showed that the subfamily Cercosaurinae is mainly responsible for the high diversification rates of the group, and this diversification is mainly associated with lower temperature and precipitation environments. In addition, our results also suggest that diversification is related to narrow niche bands, assuming that niche specialization may be one of the factors that also drive diversification in Gymnophthalmidae. The trophic patterns adopted by the family have a mainly historical influence, indicating a conservation in the diet, especially regarding the consumption of larvae, ants and beetles. However, some prey types like cockroaches, termites, and larvae are more closely associated with the environmental factors in which each prey is often found, indicating species opportunism. We also found a relationship between the breadth of the trophic niche and fossoriality, indicating that fossorial species have smaller niche amplitudes than non-fossorial species. The life history traits of the family also have great historical influence, showing that many of the reproductive traits of the family are conserved phylogenetically. Thus, some reproductive strategies are adopted by the species in order to increase reproductive success, like the production of clutch with larger masses in warmer and wetter environments, like rainforests, and the production of multiple clutches in low-temperature locations.

Keywords: diversification rates, morphology, adaptation, trophic niche, life history.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| Introdução geral | 11 |
| Objetivos | 15 |
| Referências | 16 |
| Capítulo 1 – Como o ambiente e a morfologia afetam as taxas de diversificação em lagartos? Um estudo de diversificação ecológica e morfológica em lagartos Gymnophthalmidae | 22 |
| Introdução | 24 |
| Material e métodos | 26 |
| <i>Coleta de dados</i> | 26 |
| <i>Filogenia</i> | 28 |
| <i>Estimativa de taxas de diversificação</i> | 29 |
| <i>Reconstrução de estado ancestral</i> | 29 |
| <i>Relação entre taxas evolutivas e variáveis biológicas e ambientais</i> | 30 |
| <i>Modelo de diversificação dependente</i> | 30 |
| Resultados | 31 |
| <i>Estimativa de taxas de diversificação</i> | 31 |
| <i>Reconstrução de estado ancestral</i> | 31 |
| <i>Relação entre taxas evolutivas e variáveis biológicas e ambientais</i> | 32 |
| <i>Modelo de diversificação dependente</i> | 33 |
| Discussão | 33 |
| Referências | 38 |
| Tabelas | 54 |
| Figuras | 59 |
| Capítulo 2 – Implicações ecológicas e evolutivas sobre o nicho trófico de lagartos da família Gymnophthalmidae | 64 |
| Introdução | 66 |
| Material e métodos | 68 |
| <i>Coleta de dados</i> | 68 |
| <i>Filogenia</i> | 70 |

| | |
|--|-----|
| <i>Efeitos históricos e filogenéticos na dieta</i> | 70 |
| <i>Relação entre dieta e variáveis ambientais</i> | 71 |
| <i>Relação entre dieta e fossorialidade</i> | 71 |
| Resultados | 72 |
| <i>Composição da dieta</i> | 72 |
| <i>Efeitos históricos e filogenéticos na dieta</i> | 72 |
| <i>Relação entre dieta e variáveis ambientais</i> | 73 |
| <i>Relação entre dieta e fossorialidade</i> | 74 |
| Discussão | 74 |
| Referências | 79 |
| Tabelas | 84 |
| Figuras | 98 |
| Capítulo 3 – Estratégias reprodutivas em lagartos tropicais (Squamata: Gymnophthalmidae) de ninhada fixa | 100 |
| Introdução | 102 |
| Material e métodos | 105 |
| <i>Coleta de dados</i> | 105 |
| <i>Filogenia</i> | 106 |
| <i>Efeitos históricos e ambientais nas características de história de vida</i> | 107 |
| Resultados | 107 |
| Discussão | 108 |
| Referências | 112 |
| Tabelas | 128 |
| Figuras | 132 |
| Conclusões | 135 |

INTRODUÇÃO GERAL

Os padrões ecológicos, tais como diversidade e distribuição das espécies, estruturação de comunidades, autoecologia das espécies, além dos processos ecológicos e evolutivos envolvidos na origem e manutenção desses padrões tem sido alvo de estudos em ecologia (e.g. Klopfer & MacArthur, 1961; Brown, 1995). Esses estudos, inicialmente de forma local e descritiva com poucas espécies, vêm aumentando em número com o passar dos anos, a partir da disponibilidade de dados ecológicos e evolutivos em grandes escalas espaciais, coletados desde as décadas de 70 e 80, associado a isso o aumento de análises computacionais para processar tais dados (Inchausti, 1994; Brown, 1995; Hawkins, 2004). Assim, a compreensão sobre esses padrões ecológicos tem avançado significativamente na macroecologia (Hawkins, 2004).

Sabe-se hoje também que muitos dos padrões ecológicos das espécies podem ser influenciados por diversos fatores, sejam fatores ambientais, fitofisionômicos, relações entre os seres vivos ou ainda fatores históricos e evolutivos (Abensperg-Traun, 1994; Buckley & Roughgarden, 2006). Um dos fatores ecológicos de grande influência sobre os organismos é o filtro ambiental, pois o meio pode impor restrições às espécies, filtrando apenas as espécies capazes de sobreviver em determinado ambiente, favorecendo assim, espécies com atributos similares (Keddy, 1992; Myers & Harms, 2009). Segundo Hofmann & Todgham (2010), as espécies podem responder ao ambiente de três formas: (1) através da dispersão para um ambiente mais favorável ou menos afetado, (2) por meio da plasticidade fenotípica e fisiológica, permitindo sobreviver às novas condições impostas pelo meio, ou (3) por alterações nas frequências gênicas, via processo evolutivo, promovendo uma adaptação.

Dentre os Squamata, isso torna-se ainda mais evidente, pois por serem ectotérmicos, alterações de temperatura, ou variações sazonais no ambiente podem causar alterações em seus aspectos biológicos e/ou ecológicos, desde alterações nas funções enzimáticas e fisiológicas, ao que se refere ao ciclo reprodutivo e volume da ninhada e até mesmo a adoção de diferentes estratégias de forrageio (Bennett & Dawson, 1976; Huey, 1982; Kolodiuk et al., 2009; Mesquita & Colli, 2010). Por exemplo, Kolodiuk et al. (2009) observaram que durante a estação seca, os lagartos *Tropidurus hispidus* e *T. semitaeniatus* apresentam estratégias semelhantes de forrageio, devido à quantidade limitada de recursos, já na estação chuvosa, eles alteram suas estratégias, segregando os nichos. Outros autores também

observaram que na estação chuvosa alguns lagartos tendem a apresentar predação oportunística de artrópodes, devido à sua maior abundância nessa estação (Ribeiro & Freire, 2011; Oliveira et al., 2018). Já outros lagartos possuem dieta variada geograficamente (Mesquita & Colli, 2003a, b).

As variações climáticas também constituem alguns dos parâmetros ambientais que mais exercem influência sobre as características reprodutivas dos lagartos (Dunham et al., 1988). Podemos citar aqui o lagarto *Ameivula ocellifera*, que apresenta variação nos hábitos reprodutivos relacionados às diferenças nas condições ambientais locais. No Cerrado, ambiente de precipitação sazonal, estes lagartos se reproduzem também de forma sazonal, enquanto que na Floresta Atlântica, de precipitação abundante, eles se reproduzem continuamente ao longo do ano. Ainda, no Cerrado, eles produzem uma ninhada anual com muitos ovos, e na Caatinga eles produzem várias ninhadas ao longo do ano, com menos ovos (Vitt & Colli, 1994; Mesquita & Colli, 2003a). Para as regiões temperadas, as espécies são fortemente influenciadas pela temperatura, já nas regiões tropicais, a pluviosidade, em conjunto com a umidade e o fotoperíodo apresentam maior influência sobre as espécies (Fitch, 1970; Tinkle et al., 1970; Mesquita et al., 2016b).

É possível também que, mesmo submetida à diferentes condições ambientais, alguns Squamata mantenham suas características biológicas e ecológicas, nesse caso, associados a uma forte influência histórica e genética da espécie ou do grupo em questão (Vitt & Pianka, 2005; Losos, 2008). Segundo Blomberg et al. (2003), devido à história evolutiva compartilhada e ao curto tempo de divergência, espécies intimamente relacionadas tendem a ser semelhantes em suas características morfológicas, ecológicas, comportamentais e de história de vida quando comparadas a espécies menos aparentadas. Alguns processos também, como a seleção estabilizadora e a variação genética limitada, podem limitar ainda mais a divergência fenotípica entre espécies relacionadas, fazendo com que elas permaneçam semelhantes ao longo do tempo, ocorrendo o conservadorismo de nicho (Wiens & Graham, 2005). Esse conservadorismo é considerado como um importante processo para explicar padrões de especiação e riqueza de espécies (Pyron et al., 2015).

Dessa forma, sabe-se hoje que muitos padrões biológicos, estratégias ecológicas e de história de vida podem ser estruturadas também filogeneticamente, transmitindo às espécies um sinal filogenético, derivado da herança ancestral e da inércia filogenética (Webb et al., 2002). Nesse caso, podemos observar a forte influência ancestral de lagartos anoles ou dos grupos Gekkota e Gymnophthalmidae que apresentam ninhada fixa em um ou dois ovos

(Mesquita & Colli, 2010). E apesar da falta de dados comparativos, podemos hipotetizar aqui também os gimoftalmídeos *Anotosaura vanzolinia*, na Caatinga, *Dryadosaura nordestina*, *Ecleopus gaudichaudii* e *Leposoma scincoides*, na Floresta Atlântica, e lagartos do gênero *Proctoporus*, nos andes peruanos (Doan, 2008; Maia et al., 2011; Oliveira, 2014; Teixeira & Fonseca, 2003). Apesar de serem espécies isoladas geograficamente, estes lagartos apresentam dieta semelhante, significativamente composta por formigas, corroborando uma possível história filogenética compartilhada.

Diante do exposto acima, Gregory (1913) e Osborn (1917) consideraram que a variabilidade das espécies deveria ser dividida entre herança (e.g., inércia filogenética) e hábitos (e.g., adaptação). Dessa forma, a variação de um caráter em uma espécie seria a somatória de um componente filogenético, atribuído à ancestralidade, e das variações específicas de cada espécie, refletindo nas adaptações ecológicas. Ballinger (1983) também já afirmou que para lagartos, as variações nas características da história de vida das espécies resultam da relação entre a influência evolutiva (genética) e ambiental (não genética).

Assim, esta pesquisa busca avaliar os processos ecológicos e evolutivos associados aos padrões atuais encontrados em um grupo de lagartos neotropical, de forma a compreender como tais processos influenciam no seu nicho atual e estratégias adotadas por eles. Aqui, escolhemos a família de lagartos Gymnophthalmidae como modelo, pois é uma das famílias de lagartos que apresentam grande diversidade morfológica, onde a apodia é frequente, de ampla distribuição geográfica e uma alta diversidade ecológica, com nichos diversos, desde espécies de altitude (e.g. *Proctoporus* spp.), terrestres (e.g. *Micrablepharus* spp.), semiaquáticas (e.g. *Potamites* spp.), semiarborícolas (e.g. *Placosoma* spp.), psamófilas (e.g. *Calyptommatus* spp.) e fossoriais (e.g. *Bachia* spp.) (Presch, 1980; Pianka & Vitt, 2003; Siedschlag et al., 2010; Souza et al., 2015). Em especial, é notável a distribuição da família nas dunas do Vale do Rio São Francisco, o que sugere uma possível especiação alopátrica por vicariância (Rodrigues, 1996). Ainda, são um grupo de lagartos exclusivamente neotropicais, e considerada uma das famílias mais diversificadas da região (Presch, 1980; Pellegrino et al., 2001). Se conhecem atualmente cerca de 289 espécies (Uetz & Hošek, 2020), onde 94 ocorrem o Brasil (Costa & Bérnils, 2018).

Inicialmente inseridos dentro da família Teiidae, os Gymnophthalmidae foram considerados distintos dos Teiidae após os estudos taxonômicos de Boulenger (1885), baseados em caracteres da morfologia externa, que dividiu o grupo em “macroteídeos”

(atuais Teiidae) e “microteiídeos” (atuais Gymnophthalmidae), já que são de pequeno a médio porte (de 4 a 15 cm de comprimento rostro-cloacal). No entanto, a família só ganhou consistência e independência após os trabalhos de Pellegrino et al. (2001) e Castoe et al. (2004), baseado em caracteres moleculares. Após a estabilidade como um táxon válido, o número de estudos envolvendo espécies da família cresceu significativamente (e.g. Doan & Castoe, 2005; Laguna et al., 2010; Roscito & Rodrigues, 2010; Siedschlag et al., 2010; Pellegrino et al., 2011; Nunes et al., 2012; Roscito & Rodrigues, 2012; Recoder et al., 2013; Roscito & Rodrigues, 2013; Torres-Carvajal & Mafla-Endara, 2013; Roscito et al., 2014; Santos et al., 2014; Frydlova & Frynta, 2015; Torres-Carvajal et al., 2015; Torres-Carvajal et al., 2016). Contudo, boa parte desses estudos estão relacionados à morfologia externa, estudos citogenéticos, filogenéticos e filogeográficos, como forma de dar suporte ao táxon. Recentemente, alguns autores sugeriram separar a subfamília Alopoglossinae dos demais Gymnophthalmidae, elevando-os ao status de família, considerando assim, duas famílias distintas, Gymnophthalmidae e Alopoglossidae (Goicoechea et al., 2016; Hernandez Morales et al., 2020).

Considerando os estudos ecológicos com a família, estes ainda se concentram em amostragem locais e específicas, resumindo-se a poucas espécies (e.g. Anaya-Rojas et al., 2010; Balestrin et al., 2010; Maia et al., 2011; Roberto & Albano, 2012; Santos et al., 2012; Oliveira & Pessanha, 2013; Dal Vechio et al., 2014; Garda et al., 2014; Ramos-Pallares et al., 2015; Chavez & Chavez-Arribasplata, 2016; Oliveira et al., 2018). Esse fato pode ser explicado pela dificuldade de realização de uma boa amostragem desses animais, principalmente das espécies fossoriais (Rodrigues, 2003).

Por isso, nos propomos aqui realizar um estudo em larga escala sobre ecologia e evolução desses organismos, objetivando avaliar e compreender como os fatores ambientais e filogenéticos atuam na determinação dos padrões ecológicos dos lagartos da família Gymnophthalmidae (incluindo os atuais Alopoglossidae). Para isso, inicialmente testaremos três hipóteses principais, a saber: (1) a morfologia corporal dos Gymnophthalmidae e o ambiente em que vivem predizem as taxas de especiação e segregação de hábitat, (2) a influência filogenética ancestral afeta o tipo de presas consumidas pelos lagartos Gymnophthalmidae e (3), as variáveis ambientais influenciam nas estratégias reprodutivas dos lagartos dessa família com maior intensidade que a sua história evolutiva.

OBJETIVOS

Geral:

- Observar os padrões ecológicos e evolutivos em lagartos da família Gymnophthalmidae e avaliar como os fatores ambientais recentes e históricos filogenéticos podem atuar como determinante na formação desses padrões.

Específicos:

- Compreender como a morfologia corporal e as características do hábitat das espécies afetam a diversificação dos lagartos Gymnophthalmidae.
- Elucidar como a história filogenética pode prever os padrões de dieta e reprodução observados atualmente para lagartos Gymnophthalmidae.
- Observar quais fatores ambientais proporcionam maior ou menor consumo de presas, determinando o nicho trófico das espécies da família Gymnophthalmidae.
- Avaliar como os fatores ambientais podem refletir na adoção de estratégias reprodutivas em lagartos Gymnophthalmidae.

REFERÊNCIAS

- Abensperg-Traun, M. A. X. (1994). The influence of climate on patterns of termite eating in Australian mammals and lizards. *Australian Journal of Ecology* **19**, 65-71.
- Anaya-Rojas, J. M., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramírez-Pinilla, M. P. (2010). Diet, microhabitat use, and thermal preferences of *Ptychoglossus bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in an organic coffee shade plantation in Colombia. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* **50**, 159-166.
- Balestrin, R. L., Cappellari, L. H. & Outeiral, A. B. (2010). Reproductive biology of *Cercosaura schreibersii* (Squamata, Gymnophthalmidae) and *Cnemidophorus lacertoides* (Squamata, Teiidae) in Sul-Riograndense Shield, Brazil. *Biota Neotropica* **10**, 131-139.
- Ballinger, R. E. (1983). Life-history variations. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, Huey, R. B., Pianka, E. R. and Schoener, T. W. (Eds). Harvard University Press: Cambridge, pp. 241-260.
- Bennett, A. F. & Dawson, W. R. (1976). Metabolism. In: *The Biology of Reptilia*, Gans, C. and Dawson, W. R. (Eds). Academic Press: New York, pp. 127-223.
- Blomberg, S. P., Garland, T. & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* **57**, 717-745.
- Boulenger, G. A. (1885). *Catalogue of the lizards in the British Museum* vol. 2. Trustees: London. 497 p.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology* vol. 78. The University of Chicago Press: Chicago. 270p.
- Buckley, L. B. & Roughgarden, J. (2006). Climate, competition, and the coexistence of island lizards. *Functional Ecology* **20**, 315-322.
- Castoe, T. A., Doan, T. M. & Parkinson, C. L. (2004). Data partitions and complex models in Bayesian analysis: The phylogeny of Gymnophthalmid lizards. *Systematic Biology* **53**, 448-469.
- Chavez, G. & Chavez-Arribasplata, J. C. (2016). Distribution and natural history notes on the Peruvian lizard *Proctoporus laudahnae* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Phyllomedusa* **15**, 147-154.
- Costa, H. C. & Bérnils, R. S. (2018). Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. *Herpetologia Brasileira* **8**, 11-57.

- Dal Vechio, F., Recoder, R., Zaher, H. & Rodrigues, M. T. (2014). Natural history of *Micrablepharus maximiliani* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Cerrado region of northeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)* **31**, 114-118.
- Doan, T. M. & Castoe, T. A. (2005). Phylogenetic taxonomy of the Cercosaurini (Squamata: Gymnophthalmidae), with new genera for species of *Neusticurus* and *Proctoporus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* **143**, 405-416.
- Dunham, A. E., Miles, D. B. & Reznick, D. N. (1988). Life history patterns in Squamate Reptiles. In: *Biology of the Reptilia, vol 16, Ecology B, Defense and Life History*, Gans, C. and Huey, R. B. (Eds). Alan R. Liss, Inc.: New York, pp. 441-522.
- Fitch, H. S. (1970). *Reproductive cycles of lizards and snakes* vol. University of Kansas, Museum of Natural History: 247p.
- Frydlova, P. & Frynta, D. (2015). Strong support for Rensch's rule in an American clade of lizards (Teiidae and Gymnophthalmidae) and a paradox of the largest tejus. *Science of Nature* **102**,
- Garda, A. A., Medeiros, P. H. S., Lion, M. B., Brito, M. R. M., Vieira, G. H. C. & Mesquita, D. O. (2014). Autoecology of *Dryadosaura nordestina* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Atlantic forest fragments in Northeastern Brazil. *Zoologia* **31**, 418-425.
- Goicoechea, N., Frost, D. R., De la Riva, I., Pellegrino, K. C. M., Sites, J., Jr., Rodrigues, M. T. & Padial, J. M. (2016). Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* **32**, 624-671.
- Gregory, W. K. (1913). Convergence and applied phenomena in the mammalia. *Report of the British Association for the Advancement of Science* **IV**, 525-526.
- Hawkins, B. A. (2004). Are we making progress toward understanding the global diversity gradient? *Basic and Applied Ecology* **5**, 1-3.
- Hofmann, G. E. & Todgham, A. E. (2010). Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annu Rev Physiol* **72**, 127-145.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *The Biology of Reptilia*, Gans, C. and Pough, F. H. (Eds). Academic Press: New York, pp. 25-91.
- Inchausti, P. (1994). Reductionist Approaches in Community Ecology. *The American Naturalist* **143**, 201-221.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157-164.

- Klopfer, P. H. & MacArthur, R. H. (1961). On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *American Naturalist* **95**, 223-226.
- Kolodiuk, M. F., Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2009). The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia* **26**, 581-585.
- Laguna, M. M., Rodrigues, M. T., Santos, R. M. L., Yonenaga-Yassuda, Y., Ávila-Pires, T. C. S., Hoogmoed, M. S. & Pellegrino, K. C. M. (2010). Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferreirai* from the lower Rio Negro, Amazonian Brazil. *Journal of Herpetology* **44**, 153-157.
- 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.
- Maia, T., Almeida-Gomes, M., Siqueira, C. C., Vrcibradic, D., Kiefer, M. C. & Rocha, C. F. D. (2011). Diet of the lizard *Eublepharis macularius* (Gymnophthalmidae) in Atlantic Rainforest, state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia* **28**, 587-592.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2003a). Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia* 285-298.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2003b). The Ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* **37**, 498-509.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2010). Life history patterns in South American tropical lizards. In: *Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución*, Gallegos, O. H., Cruz, F. R. M. and Sánchez, J. F. M. (Eds). Universidad Autónoma del Estado de México: México, pp. 45-71.
- Myers, J. A. & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters* **12**, 1250-1260.
- Nunes, P. M. S., Fouquet, A., Curcio, F. F., Kok, P. J. R. & Rodrigues, M. T. (2012). Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* **166**, 361-376.
- Oliveira, B. H. S. & Pessanha, A. L. M. (2013). Microhabitat use and diet of *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area, Brazil. *Biota Neotropica* **13**, 193-198.

- Oliveira, B. H. S., Queiroz, R. N. M., Cavalcanti, L. B. Q. & Mesquita, D. O. (2018). Autecology of neotropical lizard species *Anotosaura vanzolinia* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a Caatinga region, north-eastern Brazil. *Herpetological Journal* **28**, 19-26.
- Osborn, H. F. (1917). Heritage and habitus. *Science* **45**, 660-661.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites, J. W. (2001). A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* **74**, 315-338.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., James Harris, D., Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites, J. W. (2011). Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**, 446-459.
- Pianka, E. R. & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity* vol. University of California Press: 333p.
- Presch, W. (1980). Evolutionary history of the South-American Microteiid lizards (Teiidae, Gymnophthalminae). *Copeia* 36-56.
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A. & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews* **90**, 1248-1262.
- Ramos-Pallares, E., Anaya-Rojas, J. M., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramírez-Pinilla, M. P. (2015). Feeding and Reproductive Ecology of *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in Urban Ecosystems from Colombia. *Journal of Herpetology* **49**, 108-117.
- Recoder, R. S., Ribeiro, M. C. & Rodrigues, M. T. (2013). Spatial Variation in Morphometry in *Vanzosaura rubricauda* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Open Habitats of South America and its Environmental Correlates. *South American Journal of Herpetology* **8**, 186-197.
- Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2011). Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Iheringia Serie Zoologia* **101**, 225-232.
- Roberto, I. J. & Albano, C. (2012). Aspects of the clutch size and oviposition period of *Leposoma baturitensis* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetology Notes* **5**, 445-446.

- Rodrigues, M. T. (1996). Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* **30**, 513-523.
- Rodrigues, M. T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: *Ecologia e Conservação da Caatinga*, Leal, I. M. C. (Eds). Editora Universitária da UFPE: Recife, pp. 181-231.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2010). Comparative cranial osteology of fossorial lizards from the tribe Gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Morphology* **271**, 1352-1365.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2012). Skeletal development in the fossorial gymnophthalmids *Calyptommatus sinebrachiatus* and *Nothobachia ablephara*. *Zoology* **115**, 289-301.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2013). A comparative analysis of the post-cranial skeleton of fossorial and non-fossorial gymnophthalmid lizards. *Journal of Morphology* **274**, 845-858.
- Roscito, J. G., Nunes, P. M. & Rodrigues, M. T. (2014). Digit evolution in gymnophthalmid lizards. *Int J Dev Biol* **58**, 895-908.
- Santos, M. G., Nogueira, C., Giugliano, L. G. & Colli, G. R. (2014). Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*
- Santos, M. V. G., Macedo, I. G. S., Sousa, R. S., Gogliath, M. & Ribeiro, L. B. (2012). Diet of *Nothobachia ablephara* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area of the San Francisco Valley in northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **5**, 305-307.
- Siedschlag, A. C., Benozzati, M. L., Passoni, J. C. & Rodrigues, M. T. (2010). Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**, 622-630.
- Souza, S. M., Pellegrino, K. C. M., Sales Nunes, P. M., Teixeira Junior, M., Gordo, M., de Carvalho, V. T., Almeida, A., de Oliveira, D. P., Frazao, L., Hrbek, T., Farias, I. P. & Rodrigues, M. T. (2015). On the Discovery of Bisexual Populations of the Parthenogenetic Lizard *Leposoma percarinatum* (Gymnophthalmidae), with Insights into the Origin of Parthenogenesis in *Leposoma*. *South American Journal of Herpetology* **10**, 121-131.
- Tinkle, D. W., Wilbur, H. H. & Tilley, S. G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* **24**, 55-74.

- Torres-Carvajal, O. & Mafla-Endara, P. (2013). Evolutionary history of Andean *Pholidobolus* and *Macropholidus* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**, 212-217.
- Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E. & Venegas, P. J. (2015). Phylogeny of Neotropical *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **93**, 281-288.
- Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E., Venegas, P. J., Chavez, G., Aguirre-Penafiel, V., Zurita, D. & Echevarria, L. Y. (2016). Phylogeny and biogeography of the most diverse clade of South American gymnophthalmid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae, Cercosaurinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **99**, 63-75.
- Uetz, P. & Hošek, J. (2020). The Reptile Database. From <http://www.reptile-database.org>.
- Vitt, L. J. & Colli, G. R. (1994). Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1986-2008.
- Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 7877-7881.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**, 519-539.

CAPÍTULO 1

Como o ambiente e a morfologia afetam as taxas de diversificação em lagartos? Um estudo de diversificação ecológica e morfológica em lagartos *Gymnophthalmidae*

Como o ambiente e a morfologia afetam as taxas de diversificação em lagartos? Um estudo de diversificação ecológica e morfológica em lagartos Gymnophthalmidae

Bruno Halluan S. Oliveira¹, Guarino R. Colli², Laurie J. Vitt³ and Daniel O. Mesquita¹

¹Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, João Pessoa, Paraíba, 58059-900, Brazil.

²Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, 70910-900, Brazil.

³Sam Noble Museum and Department of Biology, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma, 73072, USA.

INTRODUÇÃO

Uma das grandes indagações dos ecólogos evolutivos atuais é acerca da variação na riqueza de espécies entre os clados, sendo a explicação dessa diversidade um importante desafio nos estudos de ecologia evolutiva (Bars-Closel et al., 2017). Existem basicamente duas razões para tal variação: clados ricos em espécies podem ser mais antigos, e conseqüentemente acumularam mais eventos de especiação, ou possuem elevadas taxas de diversificação (Wiens, 2017). Assim, poderíamos assumir que clados mais antigos com poucas espécies possuem baixas taxas de diversificação e clados mais recentes e ricos em espécies possuem altas taxas (Bars-Closel et al., 2017). Mas qual o fator determinante na variação das taxas de diversificação, e por que elas variam?

Muitos autores atualmente buscam respostas para tal fato. Estudos recentes têm demonstrado que vários são os fatores que afetam a diversificação das espécies (Arbuckle & Speed, 2015; Kozak & Wiens, 2016; Schluter & Pennell, 2017). O principal deles é a distribuição climática, onde notoriamente se observa uma maior diversificação e riqueza de espécies nas regiões tropicais, quando comparadas às regiões temperadas (Kozak & Wiens, 2010; Brown, 2014; Rolland et al., 2014; Gómez-Rodríguez et al., 2015). Ainda, alguns autores também têm observado o efeito do uso do hábitat como determinante nos padrões de diversificação, isso porque alguns hábitats podem promover maior diversidade que outros (Collar et al., 2010; Wiens, 2015; Bars-Closel et al., 2017). Em um estudo recente sobre diversificação e padrões globais de diversidade, observou-se que o microhabitat explica aproximadamente 65% da variação nas taxas de diversificação entre os 12 maiores clados de vertebrados do mundo (Wiens, 2015). Esse fato pode ocorrer pelo fato de muitos hábitats imporem restrições funcionais aos organismos, obrigando-os a uma seleção ecológica e fenotípica (Collar et al., 2009; Collar et al., 2010). Alguns hábitats também podem apresentar ausência ou presença de predadores, contribuindo de diferentes formas para a diversificação dos organismos (McPeck, 1996).

Um outro fator que vem sendo apontado por ecólogos evolutivos como determinante na história evolutiva dos clados é a morfologia das espécies. Sabe-se que a morfologia está intrinsecamente relacionada à vários aspectos da biologia dos organismos, isso porque o aspecto morfológico provavelmente reflete as pressões seletivas, que resultam em trocas funcionais (Herrel et al., 2007). Um exemplo disso é a rápida evolução na morfologia craniana do lagarto Phyllodactylidae *Gymnodactylus amarali*, associada ao consumo de

presas maiores (Amorim et al., 2017). Nesse estudo, os autores observaram que, após a formação de pequenas ilhas, resultante do enchimento de um reservatório hidrelétrico, algumas populações de lagartos se isolaram das populações continentais. Como resultado do isolamento, muitas espécies foram extintas das ilhas, diminuindo a competição interespecífica para o especialista em cupins *G. amarali*, que passou a se alimentar também de cupins maiores, o que resultou em populações de lagartos com cabeças maiores que as populações continentais, correlacionadas ao comprimento médio das presas encontradas em sua dieta.

A morfologia também possui uma estreita relação com hábitos e aspectos ecológicos e adaptativos das espécies em cada ambiente. Para répteis fossoriais, por exemplo, muitos autores têm estudado e encontrado relações entre o hábito fossorial e a morfologia das espécies (Garland Jr & Losos, 1994; Wiens & Slingluff, 2001; Barros et al., 2011). Nesses estudos, é amplamente discutido que o alongamento corporal, acompanhado pela redução dos membros, tem favorecido o hábito fossorial e a vida subterrânea. Em um estudo recente com lagartos gimnoftalmídeos foi observado que algumas espécies desenvolveram uma série de adaptações morfológicas para o hábito aquático, como a compressão lateral da cauda, uma dupla crista caudal e um corpo hidrodinâmico (Marques-Souza et al., 2018). Espera-se que essas diversas associações atuem de forma a garantir o melhor desempenho em cada nicho, e a maior diversidade de nichos pode promover maior diversificação (Irschick & Losos, 1999; Irschick & Garland, 2001). Essa relação entre morfologia e hábitat em répteis Squamata, por sua vez, está relacionada à capacidade locomotora, uma vez que o desempenho locomotor, além de afetar a aptidão, é essencial para o forrageamento, defesa de território ou fuga de predadores (Losos, 1990; Garland Jr & Losos, 1994; Herrel et al., 2000; Kohlsdorf et al., 2004). Por esse motivo, os estudos em ecomorfologia tem contribuído de forma significativa para o entendimento sobre os processos de adaptação e diversificação das espécies (Schulte et al., 2004).

Dessa forma, o presente estudo tem como objetivo analisar como a morfologia e o uso do hábitat podem predizer as taxas de diversificação das espécies, utilizando os lagartos Gymnophthalmidae como modelo. Esses lagartos são excelentes modelos, pois eles apresentam grande diversidade morfológica, com vários graus de redução de membros e alongamento do corpo e uma ampla distribuição geográfica na região Neotropical, ocorrendo desde o sul do México até o sul da América do Sul, e em algumas ilhas continentais (Presch, 1980). Além disso, apresentam uma alta diversidade ecológica, ocupando diversos nichos,

onde podemos encontrar espécies de altitude (e.g. *Proctoporus* spp.), terrestres (e.g. *Vanzosaura* spp.), semiaquáticas (e.g. *Potamites* spp.), semiarborícolas (e.g. *Placosoma* spp.), psamófilas (e.g. *Calyptommatus* spp.) ou fossoriais (e.g. *Bachia* spp.) (Presch, 1980; Pianka & Vitt, 2003; Siedschlag et al., 2010; Souza et al., 2015), os tornando assim, excelentes modelos em estudos de evolução morfológica e ecológica.

Aqui, a partir de métodos comparativos filogenéticos, traçamos um panorama histórico da evolução morfológica e de uso de hábitat dos lagartos da família Gymnophthalmidae e analisamos a associação entre as variáveis morfométricas e ambientais com a diversificação da família, testando a hipótese de que os ambientes menos florestados e mais arenosos favoreceram a morfologia fossorial, e esta por sua vez, reduz a diversificação das espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

Para a realização do estudo, foram compilados dados morfométricos de 3.131 lagartos da família Gymnophthalmidae, abrangendo 102 espécies. Os dados foram obtidos a partir de dois métodos: (1) dados extraídos de trabalhos em campo ao longo das últimas décadas e (2) análise de exemplares depositados na Coleção Herpetológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Para o último caso, foi atribuído o valor máximo de 30 indivíduos adultos de cada espécie para a tomada dos dados morfométricos.

Para cada espécie, foram tomadas as seguintes variáveis morfométricas: comprimento rostro-cloacal, largura do corpo e comprimento dos membros posteriores e anteriores. Para as espécies que apresentavam dados de mais de uma população, foram realizadas médias ponderadas para cada variável, utilizando o tamanho amostral das populações como pesos.

Os dados morfométricos coletados foram utilizados para a criação de um índice que avaliasse o grau de fossorialidade das espécies. Apesar de não existir na literatura um valor numérico para avaliar a fossorialidade das espécies, é de consenso de muitos autores que a fossorialidade é favorecida pelo alongamento do corpo acompanhando pela redução dos membros (e.g. Gans, 1975; Wiens et al., 2006; Barros et al., 2011; Grizante et al., 2012;

Camacho et al., 2014). Dessa forma, propomos aqui um índice de fossorialidade que relaciona essas duas variáveis.

Inicialmente, calculamos os valores de alongamento do corpo (a) e de redução dos membros (r) utilizando as seguintes fórmulas:

$$a = \frac{CRC}{LC}; r = \frac{CRC}{(CMA + CMP + 1)}$$

onde CRC corresponde ao valor do comprimento rostro-cloacal, LC a largura do corpo e CMA e CMP o comprimento dos membros anteriores e posteriores, respectivamente. Além disso, foi adicionado o valor de +1 à somatória do comprimento dos membros, de forma a evitar problemas com espécies sem membros.

Posteriormente, os valores obtidos de a e r foram ajustados e padronizados em valores com amplitude entre 0 e 1, para que ambas as variáveis apresentassem o mesmo peso. Tal padronização nos valores foi feita pela fórmula:

$$x_{ajust.} = \frac{x - x_{min.}}{x_{max.} - x_{min.}}$$

onde x corresponde ao valor da variável morfológica a ser ajustada.

Por fim, o grau de fossorialidade foi obtido através da média entre os valores ajustados do alongamento do corpo (a) e da redução dos membros (r). Dessa forma, nosso índice seleciona simultaneamente os lagartos mais alongados e com membros mais reduzidos como os mais fossoriais, indicando valores mais elevados, enquanto os menores valores correspondem a espécies menos alongadas e com membros maiores, indicando espécies menos fossoriais. Após o cálculo, fizemos uma conferência para verificar a associação dos valores da fossorialidade com os hábitos descritos para essas espécies na literatura.

Foram também coletados dados das características do hábitat das espécies. A partir dos locais de registro de cada população, foram obtidos dados climáticos, cobertura de solo e características do solo. Para as características climáticas, foram obtidas três variáveis: (1) temperatura anual média; (2) precipitação anual e (3) índice de aridez. As duas primeiras variáveis climáticas foram geradas a partir do banco de dados do projeto *WorldClim* (Hijmans et al., 2005), utilizando a resolução espacial de 2,5 minutos. O índice de aridez foi estimado utilizando a seguinte fórmula (Tieleman et al., 2003):

$$Q = \frac{P}{(T_{max} + T_{min}) \times (T_{max} - T_{min})} \times 1000$$

onde P é a precipitação anual, T_{max} é a temperatura média do mês mais quente e T_{min} é a temperatura média do mês mais frio. As variáveis T_{max} e T_{min} foram extraídas do Atlas Mundial da Água e do Clima do Instituto Internacional de Gerenciamento de Água (IWMI) (disponível em <http://www.iwmi.cgiar.org/WAtlas/Default.aspx>). Para critérios de interpretação, valores mais baixos de Q correspondem a ambientes mais áridos.

Os dados de cobertura de solo foram coletados a partir do banco de dados *Global Land Cover Share* (GLS-SHARE) (Latham et al., 2014). O GLS-SHARE é um banco de dados de cobertura de solo composto por onze camadas, que representam a porcentagem de cobertura de densidade do solo, as quais são definidas como: (1) ambientes artificiais; (2) terra agrícola; (3) pastagem; (4) cobertura de árvores; (5) cobertura de arbustos; (6) vegetação herbácea; (7) manguezais; (8) vegetação esparsa; (9) solo nu; (10) neve e geleiras e (11) corpos d'água. As variáveis 6, 7, 9 e 10 não foram utilizadas em nossas análises devido à sua ausência ou baixos valores em nossos dados.

As características do solo foram obtidas a partir do banco de dados *SoilGrids 2.0* (disponível em <https://soilgrids.org/>). Para tal, foram coletadas três variáveis: (1) teor de areia; (2) teor de argila e (3) teor de silt, ambos no extrato do solo entre 0 e 5 cm.

Filogenia

Utilizamos a filogenia proposta por Tonini et al. (2016), calibrada no tempo e podada para incluir apenas as espécies com dados representados. Recentemente, a subfamília *Alopoglossinae* foi elevada ao *status* de família, tornando *Alopoglossidae* e *Gymnophthalmidae* duas famílias monofiléticas distintas (Goicoechea et al., 2016; Hernandez Morales et al., 2020). Em Tonini et al. (2016), *Gymnophthalmidae* é parafilético, devido à posição do gênero *Riolama* na árvore. Nesse caso, *Gymnophthalmidae* é grupo irmão do clado *Riolama* + *Alopoglossidae*, sendo necessária a inclusão de *Alopoglossidae* dentro de *Gymnophthalmidae*. Por isso, consideramos aqui o ramo *Alopoglossus* + *Ptychoglossus* (clado *Alopoglossidae*) como subfamília de *Gymnophthalmidae*, para manter o monofilismo de *Gymnophthalmidae* em nossas análises. Mesmo diante das divergências filogenéticas, optamos por utilizar a topologia de Tonini et al. (2016) devido a sua melhor amostragem de espécies.

Estimativa de taxas de diversificação

Para estimar as taxas de especiação, extinção e diversificação, foi utilizado o *Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures* (BAMM). O BAMM é um *software* que modela dinâmicas de especiação, extinção e características fenotípicas a partir de árvores filogenéticas, utilizando a premissa de que a diversificação das espécies de um clado é dependente do tempo. Nesse caso, a partir de uma árvore filogenética calibrada no tempo, o BAMM detecta e quantifica a heterogeneidade nas taxas evolutivas dos clados ao longo das gerações (Rabosky et al., 2014).

Para a imputação dos dados no *software* BAMM foi realizado um tratamento prévio na árvore filogenética de Tonini et al. (2016). Inicialmente, todos os nós politômicos da árvore foram removidos. Posteriormente foi utilizado o resolvidor estocástico de politomia *Taxonomic Addition for Complete Trees* (TACT) (Chang et al., 2020). O TACT utiliza informações taxonômicas dos clados combinadas a uma filogenia calibrada no tempo para posicionar linhagens não amostradas de forma compatível, utilizando um estimador de amostragem de nascimento-morte (Chang et al., 2020). Ao final, obtivemos uma árvore completamente amostrada da família, com todos os nós internos resolvidos.

Para os nossos dados, foi realizada uma simulação de 50 milhões de gerações, com descarte de 10% das amostras iniciais. As taxas de especiação, extinção e diversificação foram extraídas a partir dos resultados do BAMM utilizando a função *getTipRates* do pacote *BAMMtools* (Rabosky et al., 2014) no software *R* versão 3.6.3 para Windows.

Reconstrução de estado ancestral

Para analisar a evolução do uso do hábitat e da fossorialidade em *Gymnophthalmidae*, utilizamos os dados obtidos a partir do índice de fossorialidade, de cobertura e de uso do solo em um modelo de evolução fenotípica. Para tal, realizamos um mapeamento estocástico de caracteres contínuos para estimar os estados ancestrais nos múltiplos nós da árvore. Para a reconstrução da cobertura de solo, utilizamos apenas as duas variáveis mais utilizadas pelas espécies atuais. A reconstrução foi realizada através da função *ContMap* do pacote *phytools* no software *R*.

Relação entre taxas evolutivas e variáveis biológicas e ambientais

Para avaliar as relações entre as taxas evolutivas, obtidas através do BAMM, com as variáveis ambientais e com a fossorialidade, foram realizados modelos de regressão filogenética utilizando o modelo de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS) (Grafen & Hamilton, 1989), realizadas no pacote *caper*. A utilização desse modelo permite correlacionar duas variáveis, dando importância a história evolutiva compartilhada pelas espécies do clado. Assim, esse modelo remove a influência da história evolutiva na análise comparada das características e fornece independência aos dados. Também foi analisado a influência das variáveis ambientais sobre a fossorialidade, utilizando o mesmo método.

Modelo de diversificação dependente

Também utilizamos, além do BAMM, um modelo de diversificação dependente, onde é assumido que a diversificação das espécies é dependente e moldada por um atributo das linhagens. Esse modelo foi conduzido através do *Quantitative State Speciation and Extinction* (QuaSSE) implementado no pacote *diversitree* (FitzJohn, 2012). A abordagem QuaSSE utiliza um método de máxima verossimilhança para avaliar se uma distribuição de caracteres contínuos está associada a taxas de diversificação mais altas ou mais baixas (FitzJohn, 2010).

Aqui, avaliamos se as variáveis climáticas (temperatura, precipitação e aridez), cobertura vegetal (de árvores e arbustos), características de solo (teor de areia, argila e silt) e grau de fossorialidade estavam associadas às taxas de diversificação em lagartos *Gymnophthalmidae*.

Avaliamos quatro modelos, onde a diversificação é (1) uma função constante, onde a variação da característica não influencia na taxa de diversificação; (2) uma função linear, onde há uma relação linear entre características e taxa de diversificação; (3) uma função sigmoide, com uma relação sigmoide entre características e diversificação; e (4) uma função “*hump-shaped*”, com uma relação curvada, onde os valores intermediários para uma característica estão associados a uma diversificação mais elevada. Os modelos foram comparados usando o critério de informação de Akaike (AIC) e selecionamos os menores valores de AIC como os melhores modelos para o nosso conjunto de dados.

A análise QuaSSE considera as espécies ausentes utilizando uma proporção de amostragem. Dessa forma, utilizamos a proporção 100/289 (número de espécies com dados amostrados / número total de espécies contidas na árvore utilizada). Além disso, a execução do teste requer uma estimativa de desvio padrão para dados contínuos. Nesse caso, utilizamos o desvio padrão dos valores médios das espécies transformados em log para cada característica.

RESULTADOS

Estimativa de taxas de diversificação

As análises com o BAMM mostraram que, desde a sua origem, há cerca de 80 milhões de anos, de modo geral, os lagartos da família Gymnophthalmidae apresentam uma sutil evolução, com baixas taxas de diversificação, sendo possível observar uma desaceleração no valor das taxas, da raiz da árvore aos nós internos (Fig. 1).

Os principais eventos evolutivos de diversificação ocorreram no ancestral da subfamília Cercosaurinae, há cerca de 40 milhões de anos, onde é possível observar graficamente a rápida aceleração dos regimes de diversificação (Fig. 1). Segundo nossos resultados, após a separação das linhagens Eupleopodinae e Cercosaurinae, há cerca de 60 milhões de anos, o ancestral Eupleopodinae seguiu em desaceleração evolutiva, seguido das demais linhagens da família, enquanto que o ancestral Cercosaurinae apresentou uma aceleração evolutiva e um aumento em suas taxas de diversificação.

Apesar de serem clados de baixa diversificação, quando comparado aos Cercosaurinae, as análises do BAMM mostraram um aumento significativo nos regimes de diversificação no gênero *Psilops* (Gymnophthalminae) e em um ramo de Bachiinae que compreende as espécies *Bachia geralista*, *B. cacerensis*, *B. trinitatis*, *B. blairi*, *B. guianensis*, *B. scolecoides*, *B. micromela*, *B. huallagana* e *B. heteropa*.

Reconstrução de estado ancestral

Os resultados obtidos a partir do nosso mapeamento estocástico mostram que a fossorialidade está evoluindo independentemente dentro de Gymnophthalmidae, avançando em umas linhagens e regredindo em outras (Fig. 2). Os resultados apontam que o hábito

avançou pelo menos duas vezes dentro de Gymnophthalmidae, uma delas na linhagem que deu origem aos Bachiinae, subfamília exclusivamente fossorial, e outra dentro de uma linhagem de Gymnophthalminae, que compreende os gêneros *Nothobachia* e *Calyptommatus*. Também é possível observar um avanço da fossorialidade na espécie *Scriptosaura catimbau*, porém sua posição na topologia proposta por Tonini et al. (2016) é controversa, visto que a espécie pode estar mais associada à linhagem dos gimnoftalmídeos sem pálpebras, os Gymnophthalmini, que incluem também os gêneros *Nothobachia* e *Calyptommatus* (Rodrigues & Santos, 2008; Goicoechea et al., 2016).

Nossa análise também revelou que o ancestral de Gymnophthalmidae apresentava um grau de fossorialidade mais elevado que a maioria dos gimnoftalmídeos atuais e que a fossorialidade avançou nas primeiras linhagens da família. A evolução do hábito continuou dentro de Bachiinae e Gymnophthalminae e regrediu nas demais. Ainda, dentro da subfamília de Gymnophthalminae, o hábito parece estar avançando em algumas linhagens e regredindo em outras. É possível também observar que o grau de fossorialidade está voltando a aumentar dentro dos gêneros *Anotosaura* e *Heterodactylus* e na espécie *Gymnophthalmus speciosus*, quando comparado aos seus ancestrais mais próximos. Aparentemente outros fatores estão associados ao aumento ou diminuição do grau de fossorialidade, visto que não foi observado um padrão evolutivo no hábito.

A partir das reconstruções de hábitat também observamos que o ancestral Gymnophthalmidae habitava ambientes preferencialmente florestados, com ampla cobertura de árvores, e que a migração para hábitats com vegetação mais arbustivas ocorreu na origem da subfamília Gymnophthalminae, onde persistiu em quase todas as espécies atuais da linhagem (Fig. 3).

Relação entre taxas evolutivas e variáveis biológicas e ambientais

Nossas análises PGLS não encontraram relação significativa entre as taxas de especiação, extinção ou diversificação, obtidas com o BAMM, com nenhuma das variáveis ambientais testadas (Tabela 1). As taxas evolutivas também não se correlacionaram significativamente com os graus de fossorialidade das espécies, muito embora todas as espécies com elevados graus de fossorialidade apresentassem baixas taxas evolutivas. Por outro lado, as análises da OLS encontraram relações significativas das taxas de evolução

com a morfologia fossorial e com as variáveis de temperatura, aridez, teor de areia e silt, pastagem e cobertura de arbustos (Tabela 1).

As regressões filogenéticas também não encontraram relações significativas entre as variáveis ambientais e a fossorialidade, enquanto os modelos OLS encontraram relações da fossorialidade com as variáveis climáticas de precipitação e aridez e com o teor de areia, silt e cobertura de arbustos (Tabela 1).

Modelo de diversificação dependente

A partir das análises QuaSSE, encontramos diferentes modelos melhor ajustados para as variáveis utilizadas (Tabelas 2 a 5). Exceto para a cobertura de arbustos, encontramos associação significativa entre todas as variáveis analisadas com a diversificação de *Gymnophthalmidae*. Para os valores de temperatura anual média, precipitação média anual, cobertura de árvores e teor de argila no solo, encontramos uma relação linear negativa, indicando que o aumento no valor dessas variáveis proporciona taxas de diversificação mais reduzidas. Para as variáveis ambientais de aridez, teor de areia e silt no solo e grau de fossorialidade encontramos uma relação positiva normal curvada, indicando que uma faixa de valores intermediários favorece maior diversificação.

DISCUSSÃO

Com 289 espécies descritas atualmente, os lagartos da família *Gymnophthalmidae* compõem um dos clados de maior diversidade da região neotropical (Uetz & Hošek, 2020). No entanto, aproximadamente metade de toda a diversidade da família está concentrada na subfamília *Cercosaurinae stricto sensu* (Torres-Carvajal et al., 2016).

A alta riqueza de espécies pode favorecer maior diversidade de nichos, quando comparados a clados de menor riqueza (Ricklefs, 2012; Rabosky et al., 2013). A subfamília *Cercosaurinae*, distribuída principalmente na região norte e central dos Andes e na Amazônia, com algumas espécies atingindo a América Central e a Floresta Atlântica brasileira, é conhecida por apresentar espécies de hábitos e nichos únicos, não encontrados em outras linhagens de *Gymnophthalmidae* (Torres-Carvajal et al., 2016). Dentro do grupo, são encontradas desde espécies com adaptações morfológicas ao hábito aquático (“*Crocodile-Like Morphology*”), distribuída entre os gêneros *Echinosaura*, *Gelanesaurus*,

Neusticurus e *Potamites*, até espécies com hábito arbóreo, como alguns *Anadia*, *Dendrosauridion*, *Euspondylus* e *Placosoma* (Rivas et al., 2012; Chavez et al., 2017; Marques-Souza et al., 2018; Lehr et al., 2019). Ainda, são conhecidas espécies de elevadas altitudes, habitantes das regiões montanhosas dos Andes, como alguns *Pholidobolus*, *Proctoporus* e *Riama* (Doan, 2008; Torres-Carvajal & Mafla-Endara, 2013; Chavez & Chavez-Arribasplata, 2016; Sanchez-Pacheco et al., 2018). As altas taxas de diversificação em Cercosaurinae podem estar associadas a uma alta riqueza de espécies, o que resulta em maior diversidade de nichos, como também observado em lagartos anoles, onde os clados de maior riqueza possuem maior diversidade de nicho quando comparados com clados mais pobres. Além disso, a especialização de nichos favorece e impulsiona a diversificação nesses animais (Velasco et al., 2016).

Por outro lado, o nicho fossorial e as especializações morfológicas associadas parecem não estar relacionados aos Cercosaurinae, estando presentes principalmente nas subfamílias Bachiinae e Gymnophthalminae. Nossos resultados apontam uma evolução convergente para o hábito, evoluindo pelo menos duas vezes dentro da família. A evolução da fossorialidade em Bachiinae parece ser mais basal, surgindo na origem do clado, enquanto a fossorialidade em Gymnophthalminae é mais recente, evoluindo principalmente em uma linhagem dos gimnoftalmídeos sem pálpebras, que compreende os gêneros *Calyptommatius*, *Nothobachia* e *Scriptosaura*. Além disso, algumas pequenas mudanças no grau de fossorialidade podem ser observadas em outros ramos, como os gêneros *Anotosaura* (clado Ecleopodinae) e *Heterodactylus* (clado Gymnophthalminae, tribo Iphisini).

A evolução da fossorialidade e as adaptações advindas dela, não só em Gymnophthalmidae, como também em todo o grupo Squamata vem sendo alvo de estudos para muitos pesquisadores (e.g. Roscito & Rodrigues, 2013; Camacho et al., 2014; Cyriac & Kodandaramaiah, 2018; Yovanovich et al., 2019). A partir de muitos desses estudos, observou-se que a fossorialidade em Squamata evoluiu independentemente em quase todas as principais regiões continentais. Além disso, houve pouca dispersão de uma região continental para outra. Apenas anfisbenas, anguídeos, dibamídeos e serpentes se dispersaram para mais de uma região (Wiens et al., 2006). O isolamento biogeográfico pode aumentar o número de vezes que uma característica evolui e a competição pode restringir o número de origens (Wiens et al., 2006). Dessa forma, a distribuição geográfica restrita da linhagem fossorial dos Gymnophthalminae pode ser um fator chave para o surgimento da fossorialidade nesse grupo, visto que são espécies restritas aos campos arenosos do nordeste

do Brasil (Rodrigues, 1984, 1991; Rodrigues & Santos, 2008). Ainda, quando observadas a reconstrução ancestral do grau de fossorialidade nos Gymnophthalminae, percebe-se que as principais mudanças da morfologia fossorial coincidem com as principais divergências das linhagens para ambientes mais arbustivos e arenosos, indicando que esses ambientes isolados podem ter favorecido a evolução do hábito fossorial no clado. Essa relação fossorialidade *versus* isolamento geográfico também é observada em lagartos sincídeos do gênero *Lerista* (Lee et al., 2013; Morinaga & Bergmann, 2020). Esse gênero de lagartos australianos é conhecido por apresentar uma variedade de formas corporais, desde espécies menos alongadas, passando por formas intermediárias e atingindo formas fossoriais alongadas. Através de estudos comparativos, observou-se que espécies de lagartos fossoriais, com morfologia alongada e membros reduzidos estão significativamente correlacionados a faixas geográficas menores, enquanto espécies de superfície menos alongadas atingem faixas geográficas mais extensas (Lee et al., 2013; Morinaga & Bergmann, 2020).

Ao contrário dos Gymnophthalminae, os Bachiinae, outra linhagem fossorial da família, são encontradas em diversas regiões da América Central e do Sul, abrangendo desde áreas de Cerrado até florestas úmidas amazônicas (Colli et al., 1998; Teixeira Jr et al., 2013; Teixeira et al., 2013; Ribeiro et al., 2016; Ribeiro-Junior & Amaral, 2017; Murphy et al., 2019). A evolução da fossorialidade em Bachiinae ocorreu na origem do clado, há 50 milhões de anos, antes mesmo da origem de formas fossoriais na linhagem Gymnophthalminae. Nessa subfamília, não foram observadas mudanças ou divergências no uso do hábitat, que permaneceram constantes ao longo do tempo, ocorrendo pequenas mudanças em algumas espécies atuais. Nesse caso, a origem da fossorialidade pode estar associada a outros fatores ainda desconhecidos, não necessariamente ao isolamento geográfico, como observado nos Gymnophthalminae fossoriais. A partir disso, podemos concluir que os padrões convergentes na evolução dessas espécies refletem processos e contextos diferentes de evolução fenotípica. Em fossoriais da linhagem Gymnophthalminae, o padrão de morfologia é caracterizado pela redução dos membros anteriores, enquanto que na linhagem Bachiinae a redução é mais pronunciada nos membros posteriores do que nos anteriores, evidenciando processos distintos de evolução morfológica (Roscito et al., 2014).

Não encontramos em nossas PGLS qualquer associação entre o grau de fossorialidade com nenhuma das variáveis analisadas, sejam climáticas, ambientais ou de solo. Dessa forma, seria necessário analisar cada linhagem fossorial de maneira

independente, já que suas origens possuem tempos e histórias distintas. Por outro lado, estudando a relação entre o alongamento corporal e fatores climáticos em lagartos gimnoftalmídeos, Grizante et al. (2012) encontrou relação positiva entre morfologia fossorial e clima, mostrando que espécies mais alongadas tendem a habitar ambientes mais quentes e áridos. Isso é bem verdade, quando observamos os fossoriais da linhagem *Gymnophthalminae*, já discutidos anteriormente, que são espécies com distribuição limitada a regiões quentes e áridas do nordeste brasileiro (Rodrigues, 1984, 1991). Esses resultados contrastantes com Grizante et al. (2012) podem ser resultado de diferenças amostrais nas espécies. Nesse estudo, os autores analisaram 45 espécies de gimnoftalmídeos, mais restritamente localizados no sudeste da América do Sul, excluindo, por exemplo, as espécies andinas, localizadas mais a oeste da América do Sul. Aqui, em nosso estudo, analisamos 102 espécies, compreendendo populações amplamente distribuídas, desde os Pampas, no sul da América do Sul até populações ao sul da América Central, consistindo assim, não só uma maior variedade de nichos climáticos como também uma maior variedade de formas e graus de fossorialidade nas espécies.

Também não encontramos relação significativa entre as taxas de diversificação e as características ambientais utilizadas pelas espécies, bem como com o grau de fossorialidade, utilizando a PGLS. Contrapondo a esses resultados, encontramos diferentes modelos significativos de diversificação dependente, utilizando a QuaSSE. Tendo o modelo linear negativo como melhor modelo explicativo para a temperatura, precipitação, cobertura arbórea e solos mais argilosos, podemos afirmar que ambientes quentes e úmidos, com vasta vegetação e solos argilosos, como as florestas tropicais sul-americanas, diminuem a diversificação do grupo, enquanto nos ambientes mais frios, secos e com pouca vegetação impulsionaram a diversificação. Já para as demais variáveis, faixas estreitas parecem promover a diversificação do grupo.

O clado com as maiores taxas de diversificação, os *Cercosaurinae*, tem origem conhecida para as regiões norte e central dos Andes, e apesar de alguns grupos, como os gêneros *Placosoma* e *Neusticurus*, tenham se irradiado para as florestas tropicais, boa parte das espécies atuais ainda se distribuem ao longo dos Andes (Torres-Carvajal et al., 2016). Inclusive, algumas espécies do gênero *Proctoporus* (*Cercosaurinae*) são conhecidas por habitarem áreas de alta elevação, com pouca vegetação e temperaturas muito reduzidas (Doan, 2003; Doan & Castoe, 2003). Sabe-se que as linhagens tendem a permanecer próximas ao seu nicho climático ancestral, e as adaptações das espécies às temperaturas

menores das regiões andinas podem ser um dos fatores-chave que aceleram a diversificação do grupo (Pie et al., 2017).

Alguns estudos biogeográficos tem relatado que a elevação dos Andes e os nichos climáticos associados tem atuado como uma “bomba de espécies”, atuando diretamente na diversificação das espécies, como os lagartos da família Liolaemidae (Esquerré et al., 2019). A diversificação do gênero *Phymaturus*, por exemplo, é melhor explicada pela diminuição das temperaturas globais, e isso é corroborado pelo nicho térmico do gênero, ecologicamente restrito a ambientes frios e possivelmente favorecido pelo clima andino (Olave et al., 2020).

A especialização de nicho tem sido associada muitas vezes a maiores taxas de extinção, já que espécies com nichos muito especializados são mais sensíveis a mudanças ambientais, e conseqüentemente são mais propensas à extinção (Colles et al., 2009). Por outro lado, a especialização pode levar a processos cladogenéticos, facilitando a especiação (Vamosi et al., 2014). Dessa forma, nem sempre a especialização é um beco sem saída evolutivo, podendo em alguns casos reduzir a diversificação e em outros acelerar (Day et al., 2016).

A diversificação relacionada a faixas estreitas de nicho em nossos resultados pode induzir que a especialização de nicho pode ser um dos principais fatores que impulsionam a diversificação em Gymnophthalmidae. A evolução de novos fenótipos fornece acesso a novos nichos ecológicos e a especialização pode evitar a competição em ambientes densamente utilizados (Yoder et al., 2010). A especialização de nicho em lagartos anoles, por exemplo, tem impulsionado a diversificação do grupo (Velasco et al., 2016). Já foi observado também que rãs neotropicais especialistas em desovar em plantas possuem taxas de diversificação mais altas, quanto comparadas às que não possuem esse hábito reprodutivo (Tonini et al., 2020).

REFERÊNCIAS

- Abensperg-Traun, M. A. X. (1994). The influence of climate on patterns of termite eating in Australian mammals and lizards. *Australian Journal of Ecology* **19**, 65-71.
- Albuquerque, R. L., Protázio, A. S., Cavalcanti, L. B. Q., Lopez, L. C. S. & Mesquita, D. O. (2018). Geographical ecology of *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) and *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) in a Neotropical region: a comparison among Atlantic Forest, Caatinga, and coastal populations. *Journal of Herpetology* **52**, 145-155.
- Amorim, M. E., Schoener, T. W., Santoro, G. R. C. C., Lins, A. C. R., Piovia-Scott, J. & Brandão, R. A. (2017). Lizards on newly created islands independently and rapidly adapt in morphology and diet. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **114**, 8812-8816.
- Anaya-Rojas, J. M., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramírez-Pinilla, M. P. (2010). Diet, microhabitat use, and thermal preferences of *Ptychoglossus bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in an organic coffee shade plantation in Colombia. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* **50**, 159-166.
- Andrews, R. & Rand, A. S. (1974). Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* **55**, 1317-1327.
- Andrews, R. M. & Sexton, O. J. (1981). Water relations of the eggs of *Anolis auratus* and *Anolis limifrons*. *Ecology* **62**, 556-562.
- Arbuckle, K. & Speed, M. P. (2015). Antipredator defenses predict diversification rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**, 13597-13602.
- Ashton, K. G. (2005). Life History of a Fossorial Lizard, *Neoseps reynoldsi*. *Journal of Herpetology* **39**, 389-395.
- Balestrin, R. L., Cappellari, L. H. & Outeiral, A. B. (2010). Reproductive biology of *Cercosaura schreibersii* (Squamata, Gymnophthalmidae) and *Cnemidophorus lacertoides* (Squamata, Teiidae) in Sul-Riograndense Shield, Brazil. *Biota Neotropica* **10**, 131-139.
- Ballinger, R. E. (1983). Life-history variations. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, Huey, R. B., Pianka, E. R. and Schoener, T. W. (Eds). Harvard University Press: Cambridge, pp. 241-260.

- Barros, F. C., Herrel, A. & Kohlsdorf, T. (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.
- Bars-Closel, M., Kohlsdorf, T., Moen, D. S. & Wiens, J. J. (2017). Diversification rates are more strongly related to microhabitat than climate in squamate reptiles (lizards and snakes). *Evolution* **71**, 2243-2261.
- Bennett, A. F. & Dawson, W. R. (1976). Metabolism. In: *The Biology of Reptilia*, Gans, C. and Dawson, W. R. (Eds). Academic Press: New York, pp. 127-223.
- Blomberg, S. P., Garland, T. & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* **57**, 717-745.
- Blueweiss, L., Fox, H., Kudzma, V., Nakashima, D., Peters, R. & Sams, S. (1978). Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia* **37**, 257-272.
- Boulenger, G. A. (1885). *Catalogue of the lizards in the British Museum* vol. 2. Trustees: London. 497 p.
- Brandt, R. & Navas, C. A. (2011). Life-History Evolution on Tropicurinae Lizards: Influence of Lineage, Body Size and Climate. *Plos One* **6**,
- Brown, G. P. & Shine, R. (2006). Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypotheses on an Australian snake. *Ecology* **87**, 133-143.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology* vol. 78. The University of Chicago Press: Chicago. 270p.
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* **41**, 8-22.
- Buckley, L. B. & Roughgarden, J. (2006). Climate, competition, and the coexistence of island lizards. *Functional Ecology* **20**, 315-322.
- Camacho, A., Pavão, R., Moreira, C. N., Pinto, A. C. B. C. F., Navas, C. A. & Rodrigues, M. T. (2014). Interaction of morphology, thermal physiology and burrowing performance during the evolution of fossoriality in Gymnophthalmini lizards. *Functional Ecology* **29**, 515-521.
- Carvalho, A. L. G., Silva, H. R., Araújo, A. F. B., Alves-Silva, R. & Silva-Leite, R. R. (2007). Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* **24**, 222-227.

- Castoe, T. A., Doan, T. M. & Parkinson, C. L. (2004). Data partitions and complex models in Bayesian analysis: The phylogeny of Gymnophthalmid lizards. *Systematic Biology* **53**, 448-469.
- Chang, J., Rabosky, D. L. & Alfaro, M. E. (2020). Estimating Diversification Rates on Incompletely Sampled Phylogenies: Theoretical Concerns and Practical Solutions. *Systematic Biology* **69**, 602-611.
- Chavez, G. & Chavez-Arribasplata, J. C. (2016). Distribution and natural history notes on the Peruvian lizard *Proctoporus laudahnae* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Phyllomedusa* **15**, 147-154.
- Chavez, G., Catenazzi, A. & Venegas, P. J. (2017). A new species of arboreal microteiid lizard of the genus *Euspondylus* (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae) from the Andean slopes of central Peru with comments on Peruvian *Euspondylus*. *Zootaxa* **4350**, 301-316.
- Collar, D. C., O'Meara, B. C., Wainwright, P. C. & Near, T. J. (2009). Piscivory limits diversification of feeding morphology in centrarchid fishes. *Evolution* **63**, 1557-1573.
- Collar, D. C., Schulte, J. A., O'Meara, B. C. & Losos, J. B. (2010). Habitat use affects morphological diversification in dragon lizards. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 1033-1049.
- Colles, A., Liow, L. H. & Prinzing, A. (2009). Are specialists at risk under environmental change? Neocological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters* **12**, 849-863.
- Colli, G. R., Zatz, M. G. & Cunha, H. J. (1998). Notes on the ecology and geographical distribution of the rare gymnophthalmid lizard *Bachia bresslaui*. *Herpetologica* **54**, 169-174.
- Costa, H. C. & Bérnils, R. S. (2018). Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. *Herpetologia Brasileira* **8**, 11-57.
- Cyriac, V. P. & Kodandaramaiah, U. (2018). Digging their own macroevolutionary grave: fossoriality as an evolutionary dead end in snakes. *Journal of Evolutionary Biology* n/a-n/a.
- Dal Vechio, F., Recoder, R., Zaher, H. & Rodrigues, M. T. (2014). Natural history of *Micrablepharus maximiliani* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Cerrado region of northeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)* **31**, 114-118.
- Day, E. H., Hua, X. & Bromham, L. (2016). Is specialization an evolutionary dead end? Testing for differences in speciation, extinction and trait transition rates across diverse

- phylogenies of specialists and generalists. *Journal of Evolutionary Biology* **29**, 1257-1267.
- Diniz-Filho, J. A. F. (2000). *Métodos filogenéticos comparativos* vol. Holo: Ribeirão Preto. 120p.
- Doan, T. M. (2003). A south-to-north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the lizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* **30**, 361-374.
- Doan, T. M. (2008). Dietary Variation within the Andean Lizard Clade *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology* **42**, 16-21.
- Doan, T. M. & Castoe, T. A. (2003). Using morphological and molecular evidence to infer species boundaries within *Proctoporus bolivianus werner* (Squamata : Gymnophthalmidae). *Herpetologica* **59**, 432-449.
- Doan, T. M. & Castoe, T. A. (2005). Phylogenetic taxonomy of the Cercosaurini (Squamata: Gymnophthalmidae), with new genera for species of *Neusticurus* and *Proctoporus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* **143**, 405-416.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**, 1-20.
- Du, W., Ji, X. & Shine, R. (2005). Does body-volume constrain reproductive output in lizards? *Biology Letters* **1**, 98-100.
- Dunham, A. E. & Miles, D. B. (1985). Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist* **126**, 231-257.
- Dunham, A. E., Miles, D. B. & Reznick, D. N. (1988). Life history patterns in Squamate Reptiles. In: *Biology of the Reptilia, vol 16, Ecology B, Defense and Life History*, Gans, C. and Huey, R. B. (Eds). Alan R. Liss, Inc.: New York, pp. 441-522.
- Esquerré, D., Brennan, I. G., Catullo, R. A., Torres-Pérez, F. & Keogh, J. S. (2019). How mountains shape biodiversity: The role of the Andes in biogeography, diversification, and reproductive biology in South America's most species-rich lizard radiation (Squamata: Liolaemidae). *Evolution* **73**, 214-230.
- Fitch, H. S. (1970). *Reproductive cycles of lizards and snakes* vol. University of Kansas, Museum of Natural History: 247p.
- Fitch, H. S. (1985). *Variation in clutch and litter size in New World reptiles* vol. 76. University of Kansas: Lawrence.

- FitzJohn, R. G. (2010). Quantitative Traits and Diversification. *Systematic Biology* **59**, 619-633.
- FitzJohn, R. G. (2012). Diversitree: comparative phylogenetic analyses of diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 1084-1092.
- Frydlova, P. & Frynta, D. (2015). Strong support for Rensch's rule in an American clade of lizards (Teiidae and Gymnophthalmidae) and a paradox of the largest tejus. *Science of Nature* **102**,
- Gans, C. (1975). Tetrapod Limblessness: Evolution and Functional Corollaries. *American Zoologist* **15**, 455-467.
- Garda, A. A., Medeiros, P. H. S., Lion, M. B., Brito, M. R. M., Vieira, G. H. C. & Mesquita, D. O. (2014). Autoecology of *Dryadosaura nordestina* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Atlantic forest fragments in Northeastern Brazil. *Zoologia* **31**, 418-425.
- Garland Jr, T. & Losos, J. B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, Wainwright, P. C. and Reilly, S. M. (Eds). University of Chicago Press: Chicago, pp. 240-302.
- Goicoechea, N., Frost, D. R., De la Riva, I., Pellegrino, K. C. M., Sites, J., Jr., Rodrigues, M. T. & Padial, J. M. (2016). Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* **32**, 624-671.
- Gómez-Rodríguez, C., Baselga, A. & Wiens, J. J. (2015). Is diversification rate related to climatic niche width? *Global Ecology and Biogeography* **24**, 383-395.
- Grafen, A. & Hamilton, W. D. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* **326**, 119-157.
- Gregory, W. K. (1913). Convergence and applied phenomena in the mammalia. *Report of the British Association for the Advancement of Science* **IV**, 525-526.
- Grizante, M. B., Brandt, R. & Kohlsdorf, T. (2012). Evolution of Body Elongation in Gymnophthalmid Lizards: Relationships with Climate. *Plos One* **7**, e49772.
- Harvey, M. G. & Rabosky, D. L. (2018). Continuous traits and speciation rates: Alternatives to state-dependent diversification models. *Methods in Ecology and Evolution* **9**, 984-993.
- Hawkins, B. A. (2004). Are we making progress toward understanding the global diversity gradient? *Basic and Applied Ecology* **5**, 1-3.

- Hernandez Morales, C., Sturaro, M. J., Nunes, P. M. S., Lotzkat, S. & Peloso, P. L. V. (2020). A species-level total evidence phylogeny of the microteiid lizard family Alopoglossidae (Squamata: Gymnophthalmoidea). *Cladistics* **36**, 301-321.
- Herrel, A., Van Damme, R., Vanhooydonck, B., Zaaf, A. & Aerts, P. (2000). Lizard Locomotion: How Morphology Meets Ecology. *Netherlands Journal of Zoology* **50**, 261-277.
- Herrel, A., Schaerlaeken, V., Meyers, J. J., Metzger, K. A. & Ross, C. F. (2007). The evolution of cranial design and performance in squamates: Consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. *Integrative and Comparative Biology* **47**, 107-117.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**, 1965-1978.
- Hofmann, G. E. & Todgham, A. E. (2010). Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annu Rev Physiol* **72**, 127-145.
- Huang, W.-S. & Pike, D. A. (2011). Climate change impacts on fitness depend on nesting habitat in lizards. *Functional Ecology* **25**, 1125-1136.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *The Biology of Reptilia*, Gans, C. and Pough, F. H. (Eds). Academic Press: New York, pp. 25-91.
- Huey, R. B. & Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* **62**, 991-999.
- Inchausti, P. (1994). Reductionist Approaches in Community Ecology. *The American Naturalist* **143**, 201-221.
- Irschick, D. J. & Losos, J. B. (1999). Do Lizards Avoid Habitats in Which Performance Is Submaximal? The Relationship between Sprinting Capabilities and Structural Habitat Use in Caribbean Anoles. *The American Naturalist* **154**, 293-305.
- Irschick, D. J. & Garland, T. (2001). Integrating Function and Ecology in Studies of Adaptation: Investigations of Locomotor Capacity as a Model System. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**, 367-396.
- Jombart, T. & Dray, S. (2011). adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method.
- Jombart, T., Pavoine, S., Devillard, S. & Pontier, D. (2010). Putting phylogeny into the analysis of biological traits: A methodological approach. *Journal of Theoretical Biology* **264**, 693-701.

- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157-164.
- Klopfer, P. H. & MacArthur, R. H. (1961). On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *American Naturalist* **95**, 223-226.
- Kohlsdorf, T., James, R. S., Carvalho, J. E., Wilson, R. S., Dal Pai-Silva, M. & Navas, C. A. (2004). Locomotor performance of closely related *Tropidurus* species: relationships with physiological parameters and ecological divergence. *Journal of Experimental Biology* **207**, 1183-1192.
- Kolodiuk, M. F., Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2009). The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia* **26**, 581-585.
- Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters* **13**, 1378-1389.
- Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2016). Testing the Relationships between Diversification, Species Richness, and Trait Evolution. *Systematic Biology* **65**, 975-988.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. (2006). Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* **88**, 527-532.
- Kratochvíl, L. & Kubička, L. (2007). Why Reduce Clutch Size to One or Two Eggs? Reproductive Allometries Reveal Different Evolutionary Causes of Invariant Clutch Size in Lizards. *Functional Ecology* **21**, 171-177.
- Laguna, M. M., Rodrigues, M. T., Santos, R. M. L., Yonenaga-Yassuda, Y., Ávila-Pires, T. C. S., Hoogmoed, M. S. & Pellegrino, K. C. M. (2010). Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferreirai* from the lower Rio Negro, Amazonian Brazil. *Journal of Herpetology* **44**, 153-157.
- Latham, J., Cumani, R., Rosati, I. & Bloise, M. (2014). Global Land Cover Share. From <http://fao.org/geonetwork/srv/>.
- Lee, M. S. Y., Skinner, A. & Camacho, A. (2013). The relationship between limb reduction, body elongation and geographical range in lizards (*Lerista*, Scincidae). *Journal of Biogeography* **40**, 1290-1297.

- Lehr, E., Moravec, J., Lundberg, M., Kohler, G., Catenazzi, A. & Smid, J. (2019). A new genus and species of arboreal lizard (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae) from the eastern Andes of Peru. *Salamandra* **55**, 1-13.
- Lenihan, H. S., Holbrook, S. J., Schmitt, R. J. & Brooks, A. J. (2011). Influence of corallivory, competition, and habitat structure on coral community shifts. *Ecology* **92**, 1959-1971.
- Losos, J. B. (1990). Ecomorphology, Performance Capability, and Scaling of West Indian Anolis Lizards: An Evolutionary Analysis. *Ecological Monographs* **60**, 369-388.
- 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. (2009). *Lizards in an Evolutionary Tree Ecology and Adaptive Radiation of Anoles* vol. University of California Press:
- Maia, T., Almeida-Gomes, M., Siqueira, C. C., Vrcibradic, D., Kiefer, M. C. & Rocha, C. F. D. (2011). Diet of the lizard *Eupleopus gaudichaudii* (Gymnophthalmidae) in Atlantic Rainforest, state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia* **28**, 587-592.
- Marques-Souza, S., Pellegrino, K. C. M., Brunes, T. O., Carnaval, A. C., Damasceno, R. P., Borges, M. L. D., Gallardo, C. C. & Rodrigues, M. T. (2020). Hidden in the DNA: How multiple historical processes and natural history traits shaped patterns of cryptic diversity in an Amazon leaf-litter lizard *Loxopholis osvaldoi* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* **47**, 501-515.
- Marques-Souza, S., Prates, I., Fouquet, A., Camacho, A., Kok, P. J. R., Nunes, P. M. S., Dal Vechio, F., Recoder, R. S., Mejia, N., Teixeira Junior, M., Barrio-Amorós, C., Cassimiro, J., Dias Lima, J., Aurélio de Sena, M. & Rodrigues, M. T. (2018). Reconquering the water: Evolution and systematics of South and Central American aquatic lizards (Gymnophthalmidae). *Zoologica Scripta* **47**, 255-265.
- McPeck, M. A. (1996). Linking Local Species Interactions to Rates of Speciation in Communities. *Ecology* **77**, 1355-1366.
- Meiri, S., Brown, J. H. & Sibly, R. M. (2012). The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography* **21**, 592-602.
- Meiri, S., Feldman, A. & Kratochvíl, L. (2015). Squamate hatchling size and the evolutionary causes of negative offspring size allometry. *Journal of Evolutionary Biology* **28**, 438-446.

- Meiri, S., Bauer, A. M., Chirio, L., Colli, G. R., Das, I., Doan, T. M., Feldman, A., Herrera, F. C., Novosolov, M., Pafilis, P., Pincheira-Donoso, D., Powney, G., Torres-Carvajal, O., Uetz, P. & Van Damme, R. (2013). Are lizards feeling the heat? A tale of ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecology and Biogeography* **22**, 834-845.
- Meiri, S., Avila, L., Bauer, A. M., Chapple, D. G., Das, I., Doan, T. M., Doughty, P., Ellis, R., Grismer, L., Kraus, F., Morando, M., Oliver, P., Pincheira-Donoso, D., Ribeiro-Junior, M. A., Shea, G., Torres-Carvajal, O., Slavenko, A. & Roll, U. (2020). The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *Global Ecology and Biogeography* **29**, 1515-1530.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2003a). The Ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* **37**, 498-509.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2003b). Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia* 285-298.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2010). Life history patterns in South American tropical lizards. In: *Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución*, Gallegos, O. H., Cruz, F. R. M. and Sánchez, J. F. M. (Eds). Universidad Autónoma del Estado de México: México, pp. 45-71.
- Mesquita, D. O., Faria, R. G., Colli, G. R., Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2016a). Lizard life-history strategies. *Austral Ecology* **41**, 1-5.
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Colli, G. R., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2016b). Life-History Patterns of Lizards of the World. *American Naturalist* **187**, 689-705.
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Figueredo, A. S., Franca, F. G., Garda, A. A., Bello Soares, A. H., Tavares-Bastos, L., Vasconcellos, M. M., Vieira, G. H. & Vitt, L. J. (2015). The autecology of *Anolis brasiliensis* (Squamata, Dactyloidae) in a Neotropical savanna. *The Herpetological Journal* **25**, 233-244.
- Miranda, J. P. & Andrade, G. V. (2003). Seasonality in Diet, Perch Use, and Reproduction of the Gecko *Gonatodes humeralis* from Eastern Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology* **37**, 433-438.
- Morinaga, G. & Bergmann, P. J. (2020). Evolution of fossorial locomotion in the transition from tetrapod to snake-like in lizards. *Proceedings of the Royal Society B* **287**, 20200192.
- Murphy, J. C., Salvi, D., Santos, J. L., Braswell, A. L., Charles, S. P., Borzee, A. & Jowers, M. J. (2019). The reduced limbed lizards of the genus *Bachia* (Reptilia, Squamata,

- Gymnophthalmidae); biogeography, cryptic diversity, and morphological convergence in the eastern Caribbean. *Organisms Diversity & Evolution* **19**, 321-340.
- Myers, J. A. & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters* **12**, 1250-1260.
- Nunes, P. M. S., Fouquet, A., Curcio, F. F., Kok, P. J. R. & Rodrigues, M. T. (2012). Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* **166**, 361-376.
- Olave, M., Avila, L. J., Sites, J. W. & Morando, M. (2020). How important is it to consider lineage diversification heterogeneity in macroevolutionary studies? Lessons from the lizard family Liolaemidae. *Journal of Biogeography* **47**, 1286-1297.
- Oliveira, B. H. S. & Pessanha, A. L. M. (2013). Microhabitat use and diet of *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area, Brazil. *Biota Neotropica* **13**, 193-198.
- Oliveira, B. H. S., Queiroz, R. N. M., Cavalcanti, L. B. Q. & Mesquita, D. O. (2018). Autecology of neotropical lizard species *Anotosaura vanzolinia* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a Caatinga region, north-eastern Brazil. *Herpetological Journal* **28**, 19-26.
- Osborn, H. F. (1917). Heritage and habitus. *Science* **45**, 660-661.
- Overall, K. L. (1994). Lizard egg environments. In: *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*, Vitt, L. J. and Pianka, E. R. (Eds). Princeton University Press: Princeton, pp. 403.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites, J. W. (2001). A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* **74**, 315-338.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., James Harris, D., Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites, J. W. (2011). Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**, 446-459.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**, 53-74.

- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **71**, 2141-2145.
- Pianka, E. R. & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity* vol. University of California Press: 333p.
- Pie, M. R., Campos, L. L. F., Meyer, A. L. S. & Duran, A. (2017). The evolution of climatic niches in squamate reptiles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **284**, 10.
- Presch, W. (1980). Evolutionary history of the South-American Microteiid lizards (Teiidae, Gymnophthalminae). *Copeia* 36-56.
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A. & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews* **90**, 1248-1262.
- Rabosky, D. L. & Goldberg, E. E. (2015). Model Inadequacy and Mistaken Inferences of Trait-Dependent Speciation. *Systematic Biology* **64**, 340-355.
- Rabosky, D. L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S. A., Sidlauskas, B., Chang, J. & Alfaro, M. E. (2013). Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications* **4**, 1958.
- Rabosky, D. L., Grundler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J. J., Brown, J. W., Huang, H. & Larson, J. G. (2014). BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution* **5**, 701-707.
- Radder, R. S. & Shine, R. (2007). Why do female lizards lay their eggs in communal nests? *Journal of Animal Ecology* **76**, 881-887.
- Ramiro, C. N., Junior, M. T. & Rodrigues, M. T. (2017). Reproductive Biology of Three Sympatric Species of Gymnophthalmid Lizards from the Sand Dunes of the Middle São Francisco River, Bahia, Brazil. *South American Journal of Herpetology* **12**, 76-88.
- Ramos-Pallares, E., Anaya-Rojas, J. M., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramírez-Pinilla, M. P. (2015). Feeding and Reproductive Ecology of *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in Urban Ecosystems from Colombia. *Journal of Herpetology* **49**, 108-117.
- Recoder, R. S., Ribeiro, M. C. & Rodrigues, M. T. (2013). Spatial Variation in Morphometry in *Vanzosaura rubricauda* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Open Habitats of South America and its Environmental Correlates. *South American Journal of Herpetology* **8**, 186-197.

- Ribeiro-Junior, M. A. & Amaral, S. (2017). Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. IV. Alopoglossidae, Gymnophthalmidae. *Zootaxa* **4269**, 151-196.
- Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2011). Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Iheringia Serie Zoologia* **101**, 225-232.
- Ribeiro, M. A., Silva, M. B. & Lima, J. D. (2016). A New Species of *Bachia* Gray 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Guiana Shield. *Herpetologica* **72**, 148-156.
- Ricklefs, R. & Relyea, R. (2016). *A Economia da Natureza* vol. 1. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro.
- Ricklefs, R. E. (2012). Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 14482-14487.
- Rivas, G. A., Nunes, P. M. S., Dixon, J. R., Schargel, W. E., Caicedo, J. R., Barros, T. R., Camargo, E. G. & Barrio-Amorós, C. L. (2012). Taxonomy, Hemipenial Morphology, and Natural History of Two Poorly Known Species of *Anadia* (Gymnophthalmidae) from Northern South America. *Journal of Herpetology* **46**, 33-40.
- Roberto, I. J. & Albano, C. (2012). Aspects of the clutch size and oviposition period of *Leposoma baturitensis* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetology Notes* **5**, 445-446.
- Rodrigues, M. T. (1984). *Nothobachia ablephara*: Novo gênero e espécie do nordeste do Brasil (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **35**, 361-366.
- Rodrigues, M. T. (1991). Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. I. Introdução à área e descrição de um novo gênero de microteiídeos (*Calyptommatius*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **37**, 285-320.
- Rodrigues, M. T. (1996). Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* **30**, 513-523.
- Rodrigues, M. T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: *Ecologia e Conservação da Caatinga*, Leal, I. M. C. (Eds). Editora Universitária da UFPE: Recife, pp. 181-231.
- Rodrigues, M. T. & Santos, E. M. (2008). A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa* **1873**, 50-60.

- Rolland, J., Condamine, F. L., Jiguet, F. & Morlon, H. (2014). Faster speciation and reduced extinction in the tropics contribute to the Mammalian latitudinal diversity gradient. *PLoS biology* **12**, e1001775-e1001775.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2010). Comparative cranial osteology of fossorial lizards from the tribe Gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Morphology* **271**, 1352-1365.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2012). Skeletal development in the fossorial gymnophthalmids *Calyptommatus sinebrachiatus* and *Nothobachia ablephara*. *Zoology* **115**, 289-301.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2013). A comparative analysis of the post-cranial skeleton of fossorial and non-fossorial gymnophthalmid lizards. *Journal of Morphology* **274**, 845-858.
- Roscito, J. G., Nunes, P. M. & Rodrigues, M. T. (2014). Digit evolution in gymnophthalmid lizards. *Int J Dev Biol* **58**, 895-908.
- Sanchez-Pacheco, S. J., Torres-Carvajal, O., Aguirre-Penafiel, V., Nunes, P. M. S., Verrastro, L., Rivas, G. A., Rodrigues, M. T., Grant, T. & Murphy, R. W. (2018). Phylogeny of *Riama* (Squamata: Gymnophthalmidae), impact of phenotypic evidence on molecular datasets, and the origin of the Sierra Nevada de Santa Marta endemic fauna. *Cladistics* **34**, 260-291.
- Santos, M. G., Nogueira, C., Giugliano, L. G. & Colli, G. R. (2014). Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography*
- Santos, M. V. G., Macedo, I. G. S., Sousa, R. S., Gogliath, M. & Ribeiro, L. B. (2012). Diet of *Nothobachia ablephara* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area of the San Francisco Valley in northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **5**, 305-307.
- Schluter, D. & Pennell, M. W. (2017). Speciation gradients and the distribution of biodiversity. *Nature* **546**, 48-55.
- Schulte, J. A., Losos, J. B., Cruz, F. B. & Núñez, H. (2004). The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* **17**, 408-420.
- Shine, R. & Greer, A. E. (1991). Why are clutch sizes more variable in some species than in others? *Evolution* **45**, 1696-1706.

- Siedschlag, A. C., Benozzati, M. L., Passoni, J. C. & Rodrigues, M. T. (2010). Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calypotommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**, 622-630.
- Silva-Neta, A. F., Matias, C. S. L. & Avila, R. W. (2019). Autecology of the lizard *Colobosauroides cearensis* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Brazilian semiarid Caatinga. *Phyllomedusa* **18**, 209-223.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature* **163**, 688.
- Sites Jr., J. W., Reeder, T. W. & Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic Insights on Evolutionary Novelties in Lizards and Snakes: Sex, Birth, Bodies, Niches, and Venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**, 227-244.
- Sites, J. W., Reeder, T. W. & Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**, 227-244.
- Souza, S. M., Pellegrino, K. C. M., Nunes, P. M. S., Teixeira Junior, M., Gordo, M., Carvalho, V. T., Almeida, A., Oliveira, D. P., Frazão, L., Hrbek, T., Farias, I. P. & Rodrigues, M. T. (2015). On the Discovery of Bisexual Populations of the Parthenogenetic Lizard *Leposoma percarinatum* (Gymnophthalmidae), with Insights into the Origin of Parthenogenesis in *Leposoma*. *South American Journal of Herpetology* **10**, 121-131.
- Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology* **3**, 259-268.
- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories* vol. Oxford University Press: Oxford.
- Teixeira Jr, M., Vechio, F. D., Nunes, P. M. S., Neto, A. M., Lobo, L. M., Storti, L. F., Gaiga, R. A. J., Dias, P. H. F. & Rodrigues, M. T. (2013). A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the western Brazilian Amazonia. *Zootaxa* **3636**, 401-420.
- Teixeira, M., Recoder, R. S., Camacho, A., Sena, M. A., Navas, C. A. & Rodrigues, M. T. (2013). A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Brazilian Cerrado, and data on its ecology, physiology and behavior. *Zootaxa* **3616**, 173-189.
- Teixeira, R. L. & Fonseca, F. R. (2003). Tópicos ecológicos de *Leposoma scincoides* (Sauria, Gymnophthalmidae) da região de Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Boletim do museu de biologia Mello Leitão* **15**, 17-28.

- Tieleman, B. I., Williams, J. B. & Bloomer, P. (2003). Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**, 207-214.
- Tinkle, D. W., Wilbur, H. H. & Tilley, S. G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* **24**, 55-74.
- Tonini, J. F. R., Ferreira, R. B. & Pyron, R. A. (2020). Specialized breeding in plants affects diversification trajectories in Neotropical frogs. *Evolution* **74**, 1815-1825.
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W. & Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation* **204**, 23-31.
- Torres-Carvajal, O. & Mafla-Endara, P. (2013). Evolutionary history of Andean *Pholidobolus* and *Macropholidus* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**, 212-217.
- Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E. & Venegas, P. J. (2015). Phylogeny of Neotropical *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **93**, 281-288.
- Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E., Venegas, P. J., Chavez, G., Aguirre-Penafiel, V., Zurita, D. & Echevarria, L. Y. (2016). Phylogeny and biogeography of the most diverse clade of South American gymnophthalmid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae, Cercosaurinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **99**, 63-75.
- Uetz, P. & Hošek, J. (2020). The Reptile Database. From <http://www.reptile-database.org>.
- Vamosi, J. C., Armbruster, W. S. & Renner, S. S. (2014). Evolutionary ecology of specialization: insights from phylogenetic analysis. *Proceedings of the Royal Society B* **281**, 20142004.
- Van Sluys, M. (1995). Seasonal variation in prey choice by the lizard *Tropidurus itambere* Tropiduridae in southeastern Brazil. *Ciencia e Cultura* **47**, 61-65.
- Velasco, J. A., Martinez-Meyer, E., Flores-Villela, O., Garcia, A. E., Algar, A. C., Kohler, G. & Daza, J. M. (2016). Climatic niche attributes and diversification in Anolis lizards. *Journal of Biogeography* **43**, 134-144.
- Vitt, L. J. (1981). Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist* **117**, 506-514.
- Vitt, L. J. & Congdon, J. D. (1978). Body Shape, Reproductive Effort, and Relative Clutch Mass in Lizards: Resolution of a Paradox. *The American Naturalist* **112**, 595-608.

- Vitt, L. J. & Price, H. J. (1982). Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* **38**, 237-255.
- Vitt, L. J. & Colli, G. R. (1994). Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1986-2008.
- Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 7877-7881.
- Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles* vol. Academic press: London.
- Vitt, L. J., Zani, P. A., Ávila-Pires, T. C. S. & Espósito, M. C. (1998). Geographical ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* in the Amazon rain forest. *Canadian Journal of Zoology* **76**, 1671-1680.
- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E. & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist* **162**, 44-60.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- Wiens, J. J. (2015). Faster diversification on land than sea helps explain global biodiversity patterns among habitats and animal phyla. *Ecology Letters* **18**, 1234-1241.
- Wiens, J. J. (2017). What explains patterns of biodiversity across the Tree of Life? *BioEssays* **39**, 1600128.
- Wiens, J. J. & Slingluff, J. L. (2001). How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in Anguid lizards. *Evolution* **55**, 2303-2318.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**, 519-539.
- Wiens, J. J., Brandley, M. C. & Reeder, T. W. (2006). Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in squamate reptiles. *Evolution* **60**, 123-141.
- Yoder, J. B., Clancey, E., Des Roches, S., Eastman, J. M., Gentry, L., Godsoe, W., Hagey, T. J., Jochimsen, D., Oswald, B. P., Robertson, J., Sarver, B. A. J., Schenk, J. J., Spear, S. F. & Harmon, L. J. (2010). Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 1581-1596.
- Yovanovich, C. A. M., Pierotti, M. E. R., Rodrigues, M. T. & Grant, T. (2019). A dune with a view: the eyes of a neotropical fossorial lizard. *Frontiers in Zoology* **16**, 10.

Tabela 1. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) e regressões ordinárias (OLS) entre as variáveis ambientais com a morfologia fossorial a as taxas de especiação, extinção e diversificação dos lagartos da família Gymnophthalmidae. Valores de *p* em negrito foram estatisticamente significativos.

| | Speciation rates | | | Extinction rates | | | Diversification rates | | | Fossoriality | | |
|----------------------------------|---------------------------|----------|------------------|---------------------------|----------|------------------|---------------------------|----------|------------------|---------------------------|----------|------------------|
| | <i>Adj. r²</i> | <i>F</i> | <i>p</i> |
| Mean temperature | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.145 | 17.830 | <0.001 | 0.142 | 17.390 | <0.001 | 0.146 | 17.930 | <0.001 | 0.016 | 2.584 | 0.111 |
| PGLS | -0.009 | 0.171 | 0.680 | -0.009 | 0.131 | 0.718 | -0.008 | 0.181 | 0.672 | -0.010 | 0.003 | 0.958 |
| Temperature seasonality | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.073 | 8.806 | 0.004 | 0.070 | 8.507 | 0.004 | 0.074 | 8.882 | 0.004 | 0.019 | 2.897 | 0.092 |
| PGLS | -0.006 | 0.441 | 0.508 | -0.007 | 0.320 | 0.573 | -0.005 | 0.474 | 0.493 | -0.010 | 0.014 | 0.905 |
| Annual precipitation | | | | | | | | | | | | |
| OLS | -0.010 | 0.001 | 0.975 | -0.010 | 0.001 | 0.979 | -0.010 | 0.001 | 0.973 | 0.069 | 8.325 | 0.005 |
| PGLS | -0.010 | 0.020 | 0.887 | -0.010 | 0.009 | 0.925 | -0.010 | 0.025 | 0.876 | 0.021 | 3.073 | 0.083 |
| Precipitation seasonality | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.007 | 1.700 | 0.195 | 0.006 | 1.622 | 0.206 | 0.007 | 1.721 | 0.193 | 0.051 | 6.316 | 0.014 |
| PGLS | -0.010 | 0.009 | 0.925 | -0.010 | 0.059 | 0.808 | -0.010 | 0.002 | 0.962 | -0.002 | 0.853 | 0.358 |
| Index of aridity | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.135 | 16.480 | <0.001 | 0.129 | 15.670 | <0.001 | 0.137 | 16.700 | <0.001 | 0.114 | 13.790 | <0.001 |
| PGLS | -0.007 | 0.289 | 0.592 | -0.008 | 0.223 | 0.638 | -0.007 | 0.306 | 0.582 | 0.015 | 2.450 | 0.121 |
| Sand contente | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.105 | 12.640 | 0.001 | 0.110 | 13.240 | <0.001 | 0.104 | 12.440 | 0.001 | 0.049 | 6.141 | 0.015 |
| PGLS | -0.009 | 0.095 | 0.759 | -0.008 | 0.249 | 0.619 | -0.010 | 0.061 | 0.806 | -0.009 | 0.148 | 0.701 |
| Clay contente | | | | | | | | | | | | |
| OLS | -0.001 | 0.860 | 0.356 | 0.000 | 1.047 | 0.309 | -0.002 | 0.806 | 0.372 | 0.008 | 1.840 | 0.178 |

| | | | | | | | | | | | | |
|-------------|--------|-------|--------------|--------|-------|--------------|--------|-------|--------------|---|---|---|
| OLS | 0.062 | 7.581 | 0.007 | 0.051 | 6.298 | 0.014 | 0.066 | 7.982 | 0.006 | - | - | - |
| PGLS | -0.009 | 0.150 | 0.700 | -0.009 | 0.111 | 0.740 | -0.009 | 0.161 | 0.690 | - | - | - |

Tabela 2. Resultados dos modelos obtidos através da abordagem QuaSSE entre as taxas de diversificação e as variáveis climáticas dos habitats utilizados por lagartos da família Gymnophthalmidae. Valores de p em negrito foram estatisticamente significativos.

| Model | Temperature | | | | Precipitation | | | | Aridity | | | |
|-----------|-------------|---------|---------------|------------------|---------------|---------|---------------|--------------|---------|---------|---------------|--------------|
| | d.f. | lnL | AIC | p | d.f. | lnL | AIC | p | d.f. | lnL | AIC | p |
| Minimal | 3 | -240.21 | 486.42 | - | 3 | -277.13 | 560.26 | - | 3 | -332.55 | 671.09 | - |
| Linear | 4 | -233.41 | 474.82 | <0.001 | 4 | -272.74 | 553.48 | 0.003 | 4 | -331.65 | 671.31 | 0.181 |
| Sigmoidal | 6 | -233.44 | 478.88 | 0.003 | 6 | -275.78 | 563.55 | 0.440 | 6 | -328.50 | 669.01 | 0.044 |
| Hump | 6 | -233.49 | 478.99 | 0.004 | 6 | -272.06 | 556.11 | 0.017 | 6 | -328.20 | 668.39 | 0.033 |

Tabela 3. Resultados dos modelos obtidos através da abordagem QuaSSE entre as taxas de diversificação e as porcentagens de cobertura do solo dos habitats utilizados por lagartos da família Gymnophthalmidae. Valores de p em negrito foram estatisticamente significativos.

| Model | Tree | | | | Shrubs | | | |
|-----------|------|---------|---------------|--------------|--------|---------|---------------|-------|
| | d.f. | lnL | AIC | p | d.f. | lnL | AIC | p |
| Minimal | 3 | -290.17 | 586.33 | - | 3 | -251.14 | 508.29 | - |
| Linear | 4 | -287.68 | 583.35 | 0.026 | 4 | -251.09 | 510.18 | 0.747 |
| Sigmoidal | 6 | -289.62 | 591.25 | 0.781 | 6 | -251.11 | 514.21 | 0.994 |
| Hump | 6 | -287.21 | 586.42 | 0.116 | 6 | -251.13 | 514.25 | 0.998 |

Tabela 4. Resultados dos modelos obtidos através da abordagem QuaSSE entre as taxas de diversificação e as características do solo utilizadas por lagartos da família Gymnophthalmidae. Valores de *p* em negrito foram estatisticamente significativos.

| Model | Sand | | | | Clay | | | | Silt | | | |
|-----------|------|---------|---------------|--------------|------|---------|---------------|--------------|------|---------|---------------|--------------|
| | d.f. | lnL | AIC | p | d.f. | lnL | AIC | p | d.f. | lnL | AIC | p |
| Minimal | 3 | -208.75 | 423.50 | - | 3 | -195.93 | 397.86 | - | 3 | -210.03 | 426.06 | - |
| Linear | 4 | -208.75 | 425.50 | 0.998 | 4 | -192.42 | 392.84 | 0.008 | 4 | -210.01 | 428.02 | 0.836 |
| Sigmoidal | 6 | -204.79 | 421.57 | 0.047 | 6 | -191.54 | 395.09 | 0.032 | 6 | -209.75 | 431.50 | 0.905 |
| Hump | 6 | -203.86 | 419.72 | 0.020 | 6 | -192.76 | 397.51 | 0.096 | 6 | -203.75 | 419.51 | 0.006 |

Tabela 5. Resultados dos modelos obtidos através da abordagem QuaSSE entre as taxas de diversificação e o grau de fossorialidade dos lagartos da família Gymnophthalmidae. Valores de *p* em negrito foram estatisticamente significativos.

| Model | Fossoriality | | | |
|-----------|--------------|---------|---------------|--------------|
| | d.f. | lnL | AIC | p |
| Minimal | 3 | -266.49 | 538.99 | - |
| Linear | 4 | -263.27 | 534.55 | 0.011 |
| Sigmoidal | 6 | -264.57 | 541.14 | 0.279 |
| Hump | 6 | -260.22 | 532.44 | 0.006 |

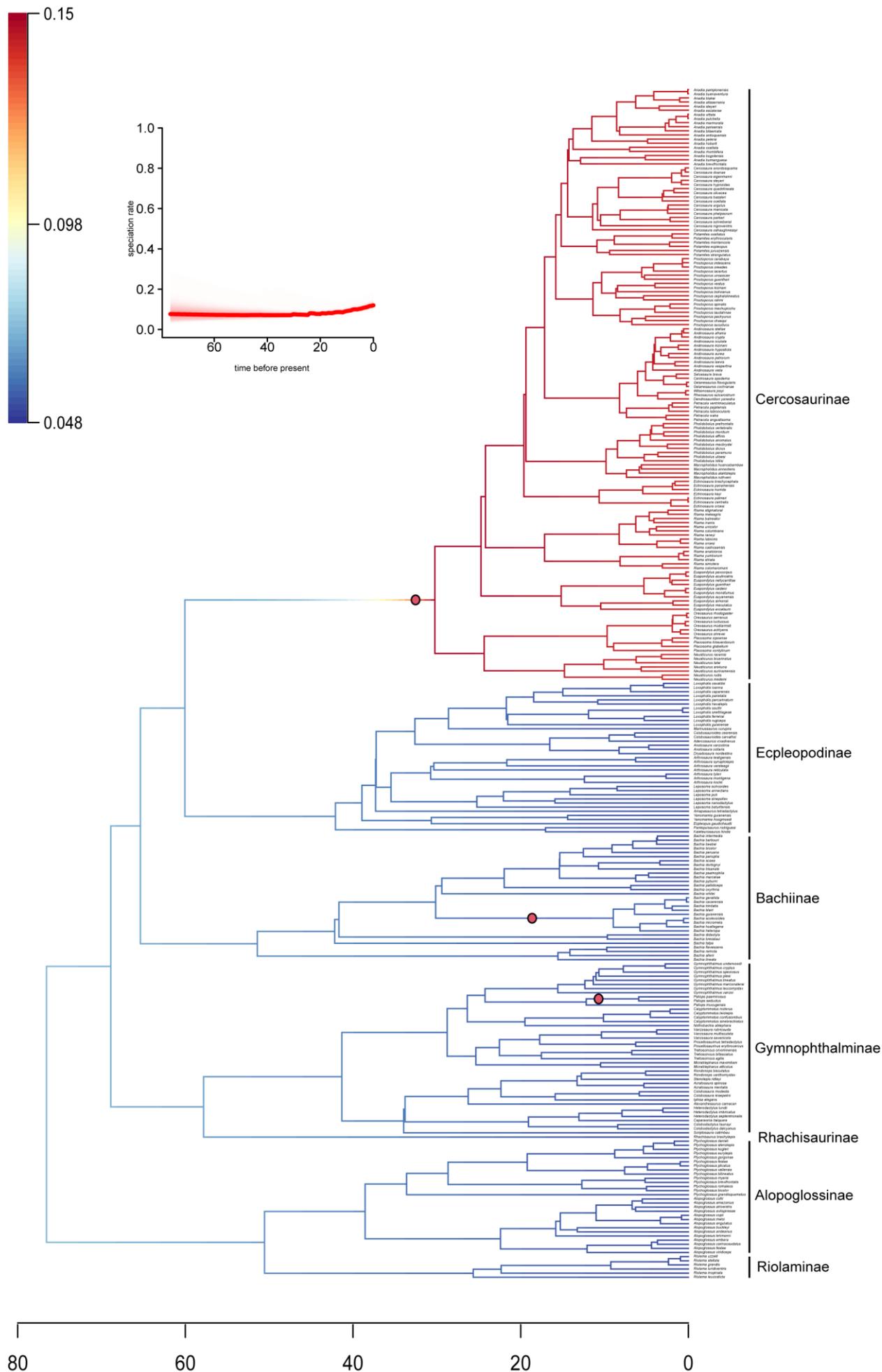


Fig. 1. Filograma exibindo as taxas de diversificação na família Gymnophthalmidae, obtidas através do BAMM. As cores dos ramos representam a velocidade da evolução (cores frias = lento; cores quentes = rápido). Os pontos nos ramos representam uma mudança significativa no valor da taxa.

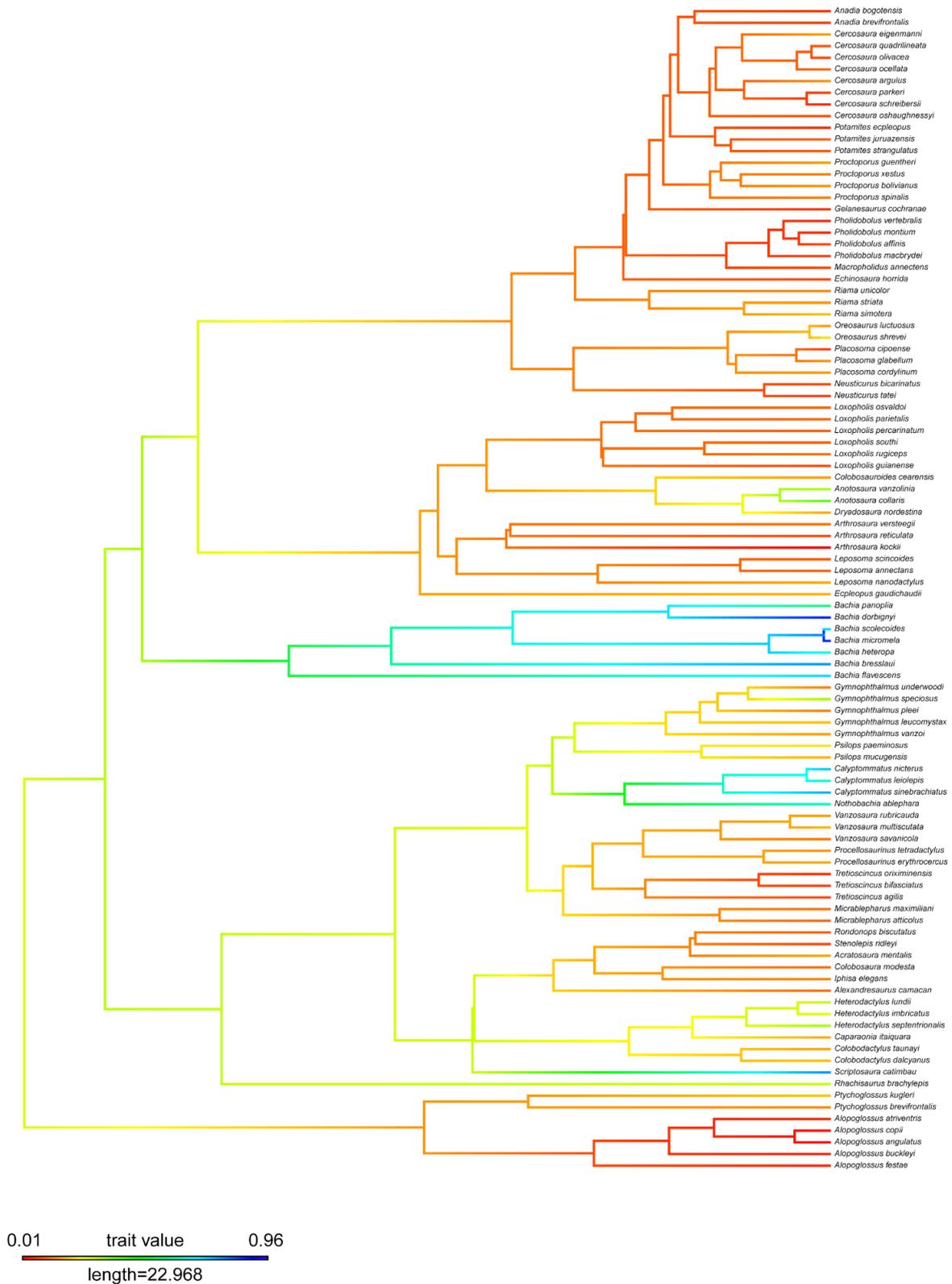


Fig. 2. Cladograma ContMap ilustrando as estimativas da reconstrução ancestral do grau de fossorialidade entre as espécies de Gymnophthalmidae amostradas nesse estudo. Cores quentes representam baixos graus de fossorialidade; cores frias representam altos graus de fossorialidade.

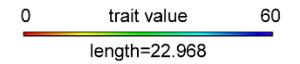
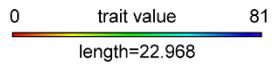
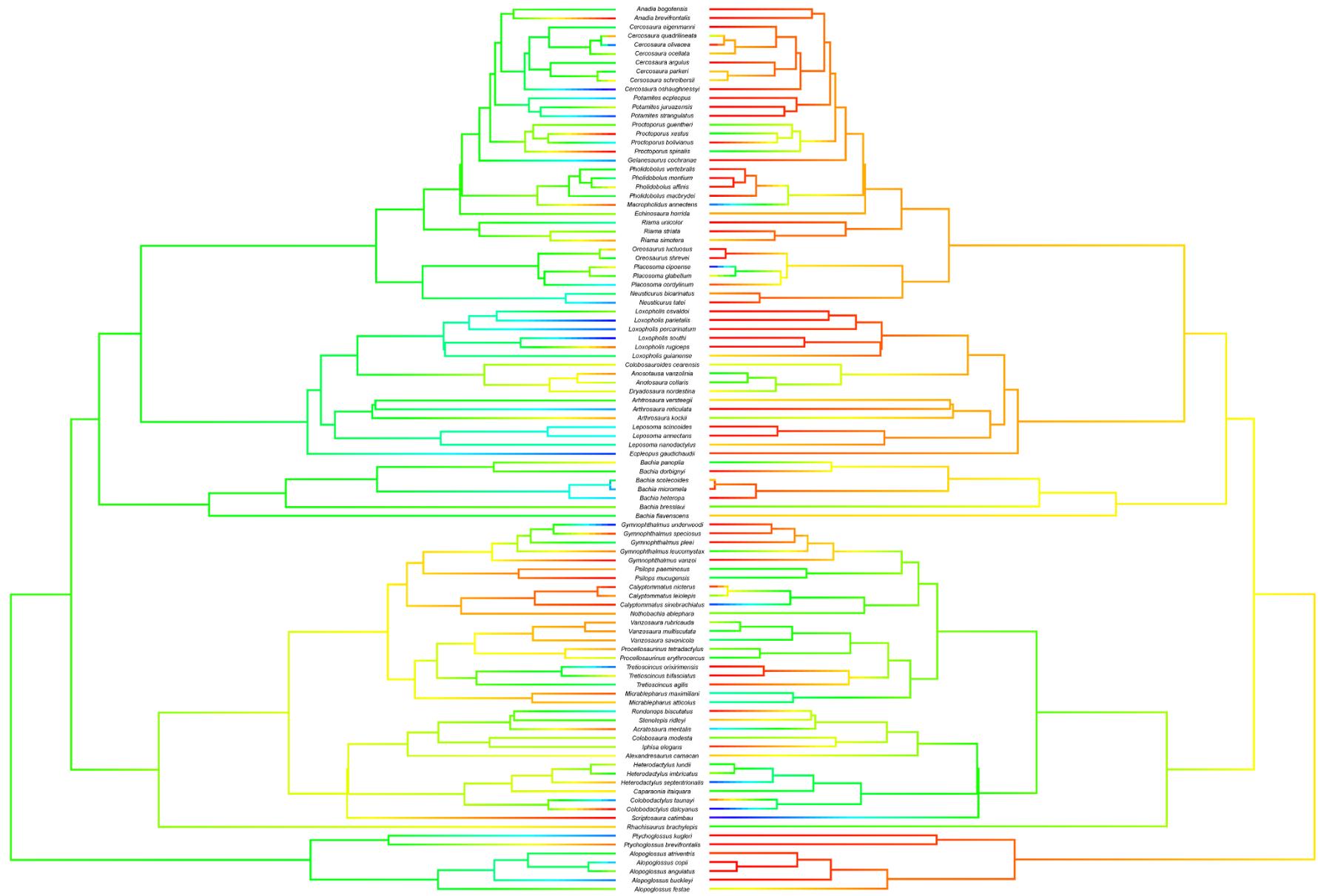


Fig. 3. Cladograma ContMap ilustrando estimativas da reconstrução ancestral da cobertura vegetal dos habitats utilizados pelas espécies de Gymnophthalmidae. À esquerda = cobertura de árvores; à direita = cobertura de arbustos. Cores quentes representam baixos percentagens de cobertura vegetal (árvores e arbustos) e cores frias representam altas percentagens.

CAPÍTULO 2

Implicações ecológicas e evolutivas sobre o nicho trófico de lagartos da família
Gymnophthalmidae

**Implicações ecológicas e evolutivas sobre o nicho trófico de lagartos da família
Gymnophthalmidae**

Bruno Halluan S. Oliveira¹, Guarino R. Colli², Laurie J. Vitt³ and Daniel O. Mesquita¹

¹Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Cidade
Universitária, João Pessoa, Paraíba, 58059-900, Brazil.

²Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, 70910-
900, Brazil.

³Sam Noble Museum and Department of Biology, University of Oklahoma, Norman,
Oklahoma, 73072, USA.

INTRODUÇÃO

Muitos são os fatores que contribuem ou alteram os padrões biológicos dos organismos. Um destes fatores são as interações entre as espécies, principalmente a competição (Lenihan et al., 2011). Espécies simpátricas que utilizam os mesmos recursos são potenciais competidores, podendo ser necessária a divergência em algum dos eixos do nicho, sejam espaciais, temporais ou tróficos, para que as populações coexistam em um mesmo ambiente (Pianka, 1973; Pianka, 1974). Os fatores ambientais também podem ser determinantes ou influenciadores na biologia das espécies. Variações temporais nas condições ambientais, por exemplo, podem influenciar na biologia dos lagartos, como dieta e estratégias de forrageio e reprodução (Miranda & Andrade, 2003; Kolodiuk et al., 2009; Mesquita et al., 2016b).

Diferentes fitofisionomias e variações nas condições climáticas ao longo do ano ou na extensão geográfica podem proporcionar diferentes ofertas de presas, o que levaria a diferentes padrões de dieta e custos de forrageamento em lagartos (Vitt & Pianka, 2005; Carvalho et al., 2007). Por exemplo, populações do lagarto *Ameivula ocellifera* na Caatinga e no Cerrado se alimentam principalmente de cupins, enquanto que as populações das savanas amazônicas têm ortópteros como principais presas (Mesquita & Colli, 2003b). Ainda, dentro de um mesmo ambiente, populações distintas podem variar seus hábitos alimentares, como no caso do gimnofthalmídeo amazônico *Potamites eupleopus*, onde populações isoladas tendem a divergir em seu nicho trófico (Vitt et al., 1998). Essa variação na dieta também pode ocorrer sazonalmente em uma mesma população, como nos simpátricos *Tropidurus hispidus* e *T. semitaeniatus*, que se alimentam principalmente de formigas e cupins na estação seca, sendo predadores oportunistas de artrópodes na estação chuvosa (Ribeiro & Freire, 2011). Padrões semelhantes também são encontrados para *Anotosaura vanzolinia*, onde na estação seca se alimentam principalmente de formigas, enquanto que na estação chuvosa, além de apresentarem uma amplitude de nicho maior, tendem a se alimentar mais de cupins (Oliveira et al., 2018).

Contudo, com o avanço dos métodos comparativos filogenéticos, sabemos que as características fenotípicas e padrões ecológicos das espécies não podem ser vistas como pontos independentes em análises estatísticas, pois táxons compartilham várias características de um ancestral comum (Diniz-Filho, 2000). Assim, espera-se que quanto menor o tempo de divergência entre duas espécies, maior será a semelhança entre elas,

assumindo o modelo de evolução por movimento Browniano (Diniz-Filho, 2000). Devido à história evolutiva compartilhada e ao curto tempo de divergência, espécies intimamente relacionadas tendem a ser semelhantes em suas características morfológicas, ecológicas, comportamentais e de história de vida, quando comparadas a espécies menos relacionadas (Blomberg et al., 2003).

Vitt et al. (2003) estudando o padrão alimentar dos lagartos distribuídos por todo o globo, observaram que diversas características fenotípicas, como o uso de hábitat e o nicho trófico, possuíam influência da sua história evolutiva, o que gerou grandes divergências no grupo, como a divergência basal dos Iguania e dos Scleroglossa. Partindo desse pressuposto, estudos recentes também vêm acrescentando informações filogenéticas como uma fonte de variação nos padrões ecológicos e biológicos (Wiens, 2015; Kozak & Wiens, 2016; Mesquita et al., 2016b; Wiens, 2017). Dessa forma, conclui-se que muitas das variações nas características das espécies resultam da relação entre a influência evolutiva (genética) e ambiental (não genética) (Ballinger, 1983).

Neste trabalho, propomos estudar a influência da história evolutiva e dos fatores ambientais recentes sobre os padrões tróficos em lagartos da família Gymnophthalmidae. Estes, são pequenos lagartos (entre 40 e 150 mm de comprimento rostro-cloacal) distribuídos exclusivamente na região neotropical, do sul do México até a Argentina, além de ilhas do Caribe e da América Central (Presch, 1980). É considerada uma das famílias de lagartos mais diversificadas da região, dado a sua amplitude e diversidade de formas e nichos ecológicos. Aqui, podemos encontrar espécies de altitude, terrestres, fossoriais, semiaquáticas, semiarbóreas e até partenogênicas (Presch, 1980; Pianka & Vitt, 2003; Siedschlag et al., 2010; Souza et al., 2015). Atualmente são conhecidas 289 espécies, onde 98 são registradas para o Brasil (Costa & Bérnils, 2018; Uetz & Hošek, 2020), porém, recentemente, o gênero *Alopoglossus*, composto por 28 espécies, foi realocado em uma nova família, os Alopoglossidae (Goicoechea et al., 2016; Hernandez Morales et al., 2020).

Devido à sua alta diversidade ecológica e sua distribuição geográfica, esses lagartos oferecem um bom modelo de estudos ecológicos e evolutivos. Assim, o presente estudo tem como objetivo analisar a associação entre a história evolutiva e as características ambientais atuais sobre os padrões tróficos em Gymnophthalmidae usando métodos comparativos filogenéticos, de forma a compreender como tais processos influenciam no seu nicho trófico atual e estratégias adotadas por eles. Aqui, testamos as seguintes hipóteses: (1) Os padrões

tróficos dos lagartos gimnoftalmídeos são moldados por fatores históricos. Predição: lagartos gimnoftalmídeos são historicamente influenciados a comerem formigas. (2) As preferências alimentares acompanham as flutuações climáticas locais. Predição: lagartos gimnoftalmídeos são predadores oportunistas, utilizando as principais presas disponíveis em cada ambiente como fonte energética. (3) A diversidade na dieta dos lagartos é modelada pelos hábitos das espécies. Predição: espécies fossoriais possuem uma menor diversidade de nicho trófico.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

Para a realização do estudo, compilamos a dieta de 1.761 lagartos, pertencentes a 76 populações de 37 espécies de Gymnophthalmidae. Esses dados foram obtidos pela coleta de espécimes em expedições de campo realizadas pelos autores ao longo das últimas décadas.

Para cada população foram obtidos três variáveis da dieta: frequência (número de indivíduos da população de lagartos que consumiram tal categoria de presa), número e volume total de cada categoria de presa ingerida. Para estimar o volume das presas foi utilizado o modelo de um elipsoide, utilizando a fórmula:

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

onde l é a largura e c é o comprimento.

Para complementar os dados coletados, e aumentar a amplitude de espécies amostradas, também realizamos buscas na literatura por dados publicados sobre dieta de Gymnophthalmidae, que também foram adicionados ao nosso banco de dados.

Como os dados presentes em nosso banco de dados foram coletados e categorizados por mais de um pesquisador, para esse estudo, as categorias taxonômicas foram reunidas e sumarizadas a nível de ordem (exceto Formicidae e categorias não-taxonômicas, como ovos e larvas de insetos). Por esse motivo, para dados publicados previamente, recalculamos as variáveis utilizadas, removendo itens não identificados e eventualmente combinando categorias de presas. Para as espécies que apresentavam dados de mais de uma população, realizamos médias ponderadas de cada variável, utilizando o tamanho amostral das

populações como pesos, de modo que, ao final foi possível obter a média no consumo de presas para cada espécie.

Para o nosso conjunto de dados, também foram adicionados dados relativos às características ambientais dos locais de captura de cada população. Obtivemos variáveis climáticas, de cobertura de solo e características do solo. Para as variáveis climáticas coletamos cinco variáveis: (1) temperatura anual média; (2) temperatura sazonal (desvio padrão x 100); (3) precipitação anual; (4) precipitação sazonal (coeficiente de variação) e (5) índice de aridez. As quatro primeiras variáveis foram geradas a partir do banco de dados do projeto WorldClim (Hijmans et al., 2005), utilizando a resolução espacial de 2,5 minutos. O índice de aridez foi estimado utilizando a seguinte fórmula (Tieleman et al., 2003):

$$Q = \frac{P}{(T_{max} + T_{min}) \times (T_{max} - T_{min})} \times 1000$$

onde P é a precipitação anual, T_{max} é a temperatura média do mês mais quente e T_{min} é a temperatura média do mês mais frio. As variáveis T_{max} e T_{min} foram extraídas do Atlas Mundial da Água e do Clima do Instituto Internacional de Gerenciamento de Água (disponível em <http://www.iwmi.cgiar.org/WAtlas/Default.aspx>). Para critérios de interpretação, valores mais baixos de Q correspondem a ambientes mais áridos.

Os dados de cobertura do solo foram coletados a partir do banco de dados *Global Land Cover Share* (GLS-SHARE) (Latham et al., 2014). O GLS-SHARE é um banco de dados de cobertura de solo composto por onze camadas, que representam a porcentagem de cobertura de densidade do solo, as quais são definidas como: (1) ambientes artificiais; (2) terra agrícola; (3) pastagem; (4) cobertura de árvores; (5) cobertura de arbustos; (6) vegetação herbácea; (7) manguezais; (8) vegetação esparsa; (9) solo nu; (10) neve e geleiras e (11) corpos d'água. As variáveis 1, 6, 7, 8 e 10 não foram utilizadas em nossas análises devido à sua ausência ou baixos valores em nossos dados.

As características do solo foram obtidas a partir do banco de dados *SoilGrids 2.0* (disponível em <https://soilgrids.org/>). Para tal, foram coletadas três variáveis: (1) teor de areia; (2) teor de argila e (3) teor de silt, ambos no extrato do solo entre 0 e 5 cm.

Filogenia

Para a realização de estudos com análises de dados a nível de espécie, são necessários métodos comparativos filogenéticos, de modo a levar em consideração que as espécies possuem uma história evolutiva compartilhada. Dessa forma, adotamos a filogenia proposta por Tonini et al. (2016), calibrada no tempo e podada para incluir apenas as espécies representadas em nosso banco de dados. Em Tonini et al. (2016), a família Gymnophthalmidae é parafilética devido à posição do gênero *Riolama* na árvore. Dessa forma, para manter o monofiletismo do grupo, incluímos o gênero *Alopoglossus* (clado Alopoglossidae) como subfamília de Gymnophthalmidae. Mesmo diante das divergências filogenéticas, ainda optamos por utilizar a filogenia de Tonini et al. (2016) devido a sua boa amostragem de espécies.

Efeitos históricos e filogenéticos na dieta

Para testar o nível de dependência filogenética de cada categoria de presa, calculamos o sinal filogenético através da estatística K (Blomberg et al., 2003), utilizando a função *phylosig* do pacote *phytools*. Os valores de K expressam a força do sinal filogenético de uma árvore ou de um táxon, assumindo que a mesma segue o modelo de evolução por Movimento Browniano (MB). Valores próximos a um indicam que a característica fenotípica segue um modelo de evolução neutra, seguido pelo Movimento Browniano, enquanto valores próximos a zero indicam independência filogenética (Blomberg et al., 2003; Losos, 2008). Além disso, valores maiores que um indicam maior variância entre os clados, evidenciando força filogenética mais forte que o esperado sob MB, enquanto que valores menores que 1 indicam maior variância dentro dos clados, com força filogenética mais fraca que o esperado sob MB (Blomberg et al., 2003). Posteriormente, a significância do sinal filogenético (hipótese nula: $K = 0$) foi testado a partir de 1.000 randomizações de nomes de espécies na filogenia, dado por K .

Para avaliar a intensidade dos efeitos da filogenia e dos efeitos ecológicos nas características das populações, realizamos uma análise de componentes principais filogenética (pPCA) (Jombart et al., 2010), utilizando os pacotes *ade4* e *ade4phylo* (Dray & Dufour, 2007; Jombart & Dray, 2011). Esta análise parte da construção de duas matrizes (uma com as distâncias filogenéticas entre as espécies estudadas e a outra com as características ecológicas das espécies), onde se baseia nos autovalores de cada ramo e

compara com outros ramos. Autovalores positivos indicam que a semelhança nas características entre grupos filogeneticamente próximos é maior do que o esperado ao acaso, indicando uma estrutura filogenética baseada em fatores históricos. Autovalores negativos indicam que os táxons próximos são mais divergentes entre si do que o esperado ao acaso, indicando a possibilidade de eventos recentes estarem definindo a estrutura filogenética (Jombart et al., 2010).

Relação entre dieta e variáveis ambientais

Para avaliar a influência das variáveis ambientais sobre a frequência no consumo de presas e seu volume total, ingerido pelas espécies, realizamos modelos de regressão filogenética utilizando o modelo de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS) (Grafen & Hamilton, 1989), realizadas no pacote *caper*. A utilização desse modelo permite correlacionar duas variáveis, dando importância a história evolutiva compartilhada pelas espécies do clado. Assim, esse modelo remove a influência da história evolutiva na análise comparada das características e fornece independência aos dados.

Relação entre dieta e fossorialidade

Analisamos a associação entre dieta e fossorialidade relacionando as porcentagens volumétrica e de frequência no consumo de presas, além da amplitude do nicho trófico, com os graus de fossorialidade de cada espécie. Essa correlação também foi testada utilizando modelos de regressão filogenética (PGLS).

A largura de nicho alimentar de cada espécie foi calculada através do inverso do índice de diversidade de Simpson (Simpson, 1949):

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

onde i é a categoria da presa, n é o número de categorias e p é a proporção numérica da categoria da presa i .

Os dados relativos ao grau de fossorialidade de cada espécie estão disponíveis no capítulo 1 desta tese. Todas as análises estatísticas foram realizadas usando o *software* R versão 3.6.3 para Windows.

RESULTADOS

Composição da dieta

Encontramos ao todo 37 categorias de presas nas 37 espécies amostradas (Tabela 1). A presa mais frequentemente consumida foi Araneae, estando presente em 97% das espécies analisadas, seguida por hemípteros e larvas de insetos (83% ambos). Volumetricamente, a presa mais importante foi Orthoptera (20%), seguida por aranhas (19%) e baratas (12%) (Tabela 1).

Efeitos históricos e filogenéticos na dieta

Encontramos sinal filogenético para a frequência no consumo de Araneae, Collembola, Formicidae e Orthoptera e para o volume no consumo de Gastropoda (Tabela 2).

A análise de componentes principais filogenética (pPCA) indicou o primeiro eixo global (fatores históricos) como o que melhor explica a variação dos dados, tanto para os dados de frequência quanto para os dados de volume de presas. Para os dados de frequência de presas, o primeiro eixo global explicou 33,37% do total da variação e para o volume de presas consumido, o primeiro eixo global explicou 30,59% da variação. O segundo eixo que melhor explica a variação dos dados foi o primeiro eixo local (fatores ecológicos), também para ambos os dados de frequência e volume de presas. Nesse caso, o primeiro eixo local explicou 16,67% da variação da frequência de presas e 16,70% da variação volumétrica de presas.

Para a frequência de presas, os principais itens alimentares que determinaram o primeiro eixo global foram, respectivamente, larvas, Formicidae e Coleoptera (valores positivos, círculos pretos, Fig. 1), e Orthoptera, Araneae e Blattaria (valores negativos, círculos brancos, Fig. 1). Para os valores volumétricos, a pPCA indicou que as presas que melhor explicam o eixo global são Isopoda, Coleoptera e Dermaptera (valores positivos,

círculos pretos, Fig. 2), e Araneae, Orthoptera Blattaria (valores negativos, círculos brancos, Fig. 2). As presas que determinaram o primeiro eixo local foram, respectivamente, Isopoda, Orthoptera e Collembola (valores positivos, círculos pretos, Fig. 1), e Araneae, Hemiptera e Isoptera (valores negativos, círculos brancos, Fig. 1) para dados de frequência. Isopoda, Orthoptera e Araneae (valores positivos, círculos pretos, Fig. 2) e Coleoptera, Blattaria e Dermaptera (valores negativos, círculos brancos, Fig. 2) foram as principais presas volumétricas que determinaram o primeiro eixo local.

Relação entre dieta e variáveis ambientais

As PGLS evidenciaram relações significativas principalmente entre a presença de Blattaria, larvas e Isoptera com as variáveis ambientais. Considerando as variáveis climáticas, encontramos correlação positiva entre a frequência no consumo de Collembola e Diptera com a temperatura média; Isoptera e material vegetal com a temperatura sazonal; Blattaria, Diplopoda, Orthoptera e Psocoptera com a precipitação e Formicidae com precipitação sazonal (Tabela 3). Encontramos ainda uma relação negativa entre Ephemeroptera, Isoptera, Scorpiones e material vegetal com a temperatura; Blattaria, Diplopoda e Orthoptera com a temperatura sazonal; Isoptera e vegetal com a precipitação anual; Blattaria e Diplopoda com a precipitação sazonal e Blattaria e Diplopoda com a aridez (Tabela 3). Com relação ao consumo volumétrico de presas, verificamos uma associação significativa positiva entre o volume de Isopoda com a temperatura sazonal; Blattaria com a precipitação anual e larvas com a aridez (Tabela 4). Também encontramos uma associação negativa entre o volume de Isoptera e Scorpiones com a temperatura; Blattaria e a temperatura sazonal; Isoptera e larvas com a precipitação; Blattaria e a precipitação sazonal e Blattaria e Diplopoda com o índice de aridez (Tabela 4).

Quando avaliamos a relação entre presas e cobertura de solo, encontramos relação positiva entre a frequência no consumo de ovos de inseto com terras agrícolas e com solo nu; Blattaria, Collembola, Diptera e Orthoptera com cobertura de árvores; Isoptera e cobertura de arbustos e Gastropoda, Lepidoptera, Solifuga, Thysanura e ovos de inseto com corpos d'água (Tabela 5). Ainda, encontramos relação negativa entre Coleoptera e cobertura de árvores; Diptera e cobertura de arbustos e material vegetal e solo nu (Tabela 5). Em relação ao volume percentual de presas, encontramos relação positiva entre Hemiptera e terras agrícolas; Formicidae e ovos de inseto com pastagens; Blattaria e Orthoptera com

cobertura de árvores; Isoptera e Solifuga com cobertura de arbustos; Chilopoda, Dermaptera e Formicidae com solo nu e larvas com corpos d'água (Tabela 6). Encontramos ainda relação negativa entre larvas e cobertura de árvores; Blattaria e cobertura de arbustos e material vegetal com solo nu (Tabela 6).

Considerando as características do solo, encontramos associação positiva entre a frequência no consumo de Solifuga e areia; Blattaria, Gastropoda, Opiliones e Psocoptera com silt (Tabela 7). Encontramos associação negativa entre a frequência de Blattaria e Psocoptera com areia; Coleoptera com argila e material vegetal com silt (Tabela 7). Quando analisadas o consumo volumétrico, encontramos relação positiva entre Acari e larvas com areia e Blattaria com silt (Tabela 8). E também relação negativa entre o volume de Blattaria e areia e larvas com argila (Tabela 8).

Relação entre dieta e fossorialidade

As PGLS mostraram uma relação negativa entre a fossorialidade e a amplitude de nicho trófico nas espécies (R^2 ajust. = 0,1113; $F = 4,758$; $p = 0,03742$), indicando que espécies mais fossoriais tendem a apresentarem nichos significativamente menores. O grau de fossorialidade também se correlacionou positivamente com Isoptera e larvas e negativamente com Orthoptera e Blattaria, indicando que espécies mais fossoriais se alimentam principalmente de cupins e larvas, enquanto os menos fossoriais preferem ortópteros e baratas (Tabelas 7 e 8).

DISCUSSÃO

Nos últimos anos, tem se observado um importante papel da história evolutiva na definição dos padrões de dieta em lagartos (Vitt et al., 2003; Vitt & Pianka, 2005). Para os lagartos gimnoftalmídeos, a história evolutiva também parece desempenhar um papel mais importante, especialmente nas subfamílias Eupleopodinae e Alopoglossinae, já que as espécies que melhor contribuíram para a estruturação histórica pertenciam a essas duas subfamílias. As principais presas que contribuem para essa estrutura filogenética são respectivamente, larvas, formigas e besouros.

Apesar do baixo consumo volumétrico, a expressiva frequência no consumo de formigas as tornou uma presa importante evolutivamente, sendo expresso tanto no sinal

filogenético, como na pPCA. Por outro lado, esse consumo frequente de formigas parece estar mais conservado dentro de Ecleopodinae. Das cinco espécies que mais consumiram formigas em nosso estudo, quatro (*Colobosauroides cearensis*, *Anotosaura vanzolinia*, *Loxopholis osvaldoi* e *Dryadosaura nordestina*) eram ecleopodíneos e uma pertencia à Cercosaurinae (*Potamites ecleopus*).

Um fato de corrobora à influência filogenética no consumo de formigas dentro de Ecleopodinae é a própria distribuição geográfica das espécies do grupo. Utilizando como exemplo os quatro maiores comedores de formigas, *C. cearensis* e *A. vanzolinia* são restritos a ambientes relictuais no domínio da Caatinga, não havendo registros de simpatria, *D. nordestina* se distribui ao longo da Floresta Atlântica do nordeste brasileiro e *L. osvaldoi* é uma espécie tipicamente amazônica (Garda et al., 2014; Oliveira et al., 2018; Silva-Neta et al., 2019; Marques-Souza et al., 2020). Apesar de cada espécie estar isolada ou ser típica de determinado ambiente, com características climáticas e fitofisionômicas distintas, essas espécies compartilham um alto consumo de formigas, indicando sua influência filogenética para a subfamília. Além disso, essas quatro espécies (mais *Alopoglossus brevifrontalis*) foram as cinco espécies que mais contribuíram para a definição do eixo histórico na pPCA.

Há anos, o consumo de formigas por lagartos tem sido alvo de interesse por parte dos pesquisadores. Alguns estudos já afirmaram que a ingestão de formigas em lagartos é fortemente influenciada pela filogenia, no entanto, seu consumo é frequentemente associado à lagartos do grupo Iguania, já que os não-iguanídeos possuem um sistema químico de discriminação de presas, evitando presas que possuem defesa química, como formigas e besouros (Vitt et al., 2003; Vitt & Pianka, 2005; Sites et al., 2011). Ainda assim, alguns não-iguanídeos não parecem evitar a ingestão de formigas, podendo consumi-las em grandes proporções (Teixeira & Fonseca, 2003; Doan, 2008; Maia et al., 2011). Por outro lado, apesar de muitos Squamata (não-iguanídeos) apresentarem alto consumo de formigas, estas não parecem oferecer grande teor energético, o que pode ser observado pelo baixo volume dessas presas nos estômagos, apesar da alta frequência. Além disso, em determinadas épocas do ano, alguns comedores de formigas podem passar a se alimentar de presas melhores energeticamente, como os cupins, mesmo ainda consumindo formigas (Oliveira et al., 2018). Levando em conta o baixo teor energético e as defesas químicas apresentadas pelas formigas, os motivos que levaram a alguns grupos, como os Ecleopodinae, a se alimentarem de formigas ainda precisam ser profundamente estudados. A partir de um estudo recente, que sugeriu que a maioria das linhagens de formigas se diversificou entre 100 e 50 milhões de

anos atrás, Sites Jr. et al. (2011) hipotetizou que o consumo de formigas em iguanídeos pode ser uma resposta da diversificação simultânea de ambos os grupos. Apesar de sua hipótese estar relacionada à diversificação em iguanídeos, podemos também hipotetizar que o mesmo poderia ter ocorrido em não-iguanídeos, como Gymnophthalmidae, já que sua diversificação ocorreu por volta de 80 e 60 milhões de anos atrás.

Por outro lado, larvas de insetos são presas altamente energéticas e são frequentemente consumidas por forrageadores ativos (Santos et al., 2012; Garda et al., 2014). Apesar de não encontrarmos sinal filogenético no consumo de larvas, esta foi a principal presa que definiu o eixo global na pPCA. Nesse caso, a frequência em seu consumo aparentemente está mais enraizada na família. Os cinco maiores consumidores de larvas foram *L. osvaldoi* (Eupleopodinae), *Calyptommatius leiolepis* e *Nothobachia ablephara* (Gymnophthalminae), *Potamites juruazensis* (Cercosaurinae) e *Ptychoglossus brevifrontalis* (Alopoglossinae), todos eles com um consumo de larvas superior a 50%. O mesmo ocorre no consumo de besouros, sem sinal filogenético, mas como determinante no eixo evolutivo da pPCA. Nesse último caso, está associando principalmente à *P. brevifrontalis*, que teve 50% de ingestão de besouros, e talvez por esse caso em específico, as pPCAs mostraram uma estrutura filogenética em Alopoglossinae.

Quando analisamos a importância volumétrica no consumo de presas, encontramos isópodes, besouros e dermápteros como as presas que mais influenciaram positivamente o componente histórico (eixo global), e aranhas, ortópteros e baratas como as presas que influenciaram negativamente. E podemos dizer também que estes três últimos são as presas que mais oferecem suporte energético aos gimnoftalmídeos, visto que são as três presas mais consumidas, em termos de volume total. Curiosamente, essas mesmas presas também são as que mais influenciaram negativamente o eixo global dos dados de frequência. Apesar de Gymnophthalmidae ser uma família de Squamata relativamente recente (~80mya), os padrões em sua dieta estão, aparentemente, estruturalmente equilibrados em relação à influência história filogenética e às condições ecológicas e ambientais, já que parte da variação dos dados é explicada pelo primeiro eixo local (fatores ecológicos). Tal fato corrobora vários autores que discutiram que os padrões adotados pelas espécies, incluindo os padrões tróficos, estão relacionados aos aspectos da ecologia local de suas populações e à história de evolutiva e genética dos táxons (Ballinger, 1983; Vitt & Pianka, 2005; Carvalho et al., 2007).

Dentre essas presas, aranhas parece ter um papel importante. Além de ser a presa mais frequentemente consumida e a segunda presa mais importante volumetricamente, encontramos sinal filogenético na frequência do seu consumo, além do seu importante papel na estrutura filogenética e ecológica da família, segundo a pPCA. Aranhas, assim como térmitas, ortópteros e larvas são bastante comuns na dieta de lagartos não-iguanídeos e apresentam alto teor energético para os lagartos (Vitt et al., 2003).

Quanto à influência das variáveis ambientais sobre os padrões tróficos em Gymnophthalmidae, estas respondem aos padrões de 17 das 37 presas encontradas. As presas que mais se correlacionaram com o ambiente foram baratas, cupins e larvas, esta última, apenas em termos volumétricos.

Baratas estiveram associadas principalmente a ambientes florestados de alta umidade e baixa sazonalidade, como as florestas tropicais da América do Sul. Ambientes mais arbustivos, áridos e com baixa precipitação promoveram um baixo consumo de baratas. Essas presas estão frequentemente associadas à serapilheira de ambientes florestados, ambiente propício para gimnoftalmídeos. Encontramos o oposto para as larvas de insetos. Estes, estiveram mais associados a ambientes arbustivos, de baixa precipitação e alto grau de aridez, como os domínios da Caatinga e do Cerrado. Assim como as larvas, os cupins estiveram associados a ambientes arbustivos e secos, mas também a baixas temperaturas.

Em grande parte, os padrões tróficos dos lagartos gimnoftalmídeos parecem refletir as oportunidades e disponibilidades de recursos oferecidos pelo ambiente, como o consumo de baratas, diplópodes e ortópteros associado a ambientes florestados e úmidos, o consumo de cupins e larvas em ambientes mais secos, ou ainda o consumo de gastrópodes associados a ambientes com maior proporção de corpos d'água. O consumo oportunístico de presas, de acordo com as disponibilidades de cada ambiente, é comum em muitos forrageadores ativos, especialmente os que apresentam ampla distribuição geográfica (Albuquerque et al., 2018). Por outro lado, suportados pelos resultados da pPCA, indicando uma maior estruturação histórica, percebemos que a evolução do nicho trófico em gimnoftalmídeos acompanha as disponibilidades de presas de cada ambiente em que vivem, mostrando que embora muitas espécies sejam predadoras oportunísticas, ainda assim são influenciadas por um fator histórico evolutivo.

Nossos resultados também mostram que diferenças no uso do habitat podem evitar competição através da segregação da dieta, como ocorre entre os lagartos fossoriais *versus*

não-fossoriais. Além de apresentarem amplitudes de nichos diferentes, sua composição da dieta é significativamente diferente, sendo os fossoriais se alimentando principalmente de cupins e larvas, enquanto os não-fossoriais se alimentam principalmente de ortópteros e baratas. Os maiores fossoriais analisados nesse estudo são os gimnoftalmídeos sem pálpebras dos gêneros *Calyptommatus*, *Nothobachia* e *Scriptosaura*, embora existam outras linhagens com graus elevados de fossorialidade, como o gênero *Anotosaura*, por exemplo. Estes principais fossoriais são conhecidos pela sua restrita distribuição nos campos arenosos do nordeste brasileiro (Rodrigues, 1984, 1991; Rodrigues & Santos, 2008). Por apresentarem distribuição restrita, espera-se também que estes apresentem nichos mais restritos. Por outro lado, *Bachia*, outro gênero altamente fossorial, são distribuídos em diversas regiões da América Central e do Sul, abrangendo desde áreas de Cerrado até florestas úmidas amazônicas (Colli et al., 1998; Teixeira Jr et al., 2013; Teixeira et al., 2013; Ribeiro et al., 2016; Ribeiro-Junior & Amaral, 2017; Murphy et al., 2019). No entanto, aqui só amostramos duas espécies do gênero: uma população de *B. bresslaui* em região de Cerrado e uma população de *B. bicolor* em ambientes urbanos na Colômbia, este último com dados disponíveis em Ramos-Pallares et al. (2015). A falta de dados disponíveis sobre dieta de lagartos gimnoftalmídeos, não apenas do gênero *Bachia*, mas de diversos outros gêneros pouco conhecidos da família, pode tendenciar os nossos resultados aos gimnoftalmídeos sem pálpebras do nordeste brasileiro e não representar efetivamente outros fossoriais, como *Bachia*. Dessa forma, sugerimos a realização de estudos básicos de história natural, especialmente em espécies que apresentam hábitos crípticos, como muitos gimnoftalmídeos. A partir de um robusto banco de dados ecológicos das espécies, os padrões ecológicos e evolutivos adotados por muitas espécies poderão ser melhor compreendidos.

REFERÊNCIAS

- Albuquerque, R. L., Protázio, A. S., Cavalcanti, L. B. Q., Lopez, L. C. S. & Mesquita, D. O. (2018). Geographical ecology of *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) and *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) in a Neotropical region: a comparison among Atlantic Forest, Caatinga, and coastal populations. *Journal of Herpetology* **52**, 145-155.
- Ballinger, R. E. (1983). Life-history variations. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, Huey, R. B., Pianka, E. R. and Schoener, T. W. (Eds). Harvard University Press: Cambridge, pp. 241-260.
- Blomberg, S. P., Garland, T. & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* **57**, 717-745.
- Carvalho, A. L. G., Silva, H. R., Araújo, A. F. B., Alves-Silva, R. & Silva-Leite, R. R. (2007). Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* **24**, 222-227.
- Colli, G. R., Zatz, M. G. & Cunha, H. J. (1998). Notes on the ecology and geographical distribution of the rare gymnophthalmid lizard *Bachia bresslaui*. *Herpetologica* **54**, 169-174.
- Costa, H. C. & Bérnils, R. S. (2018). Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. *Herpetologia Brasileira* **8**, 11-57.
- Diniz-Filho, J. A. F. (2000). *Métodos filogenéticos comparativos* vol. Holos: Ribeirão Preto. 120p.
- Doan, T. M. (2008). Dietary Variation within the Andean Lizard Clade *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology* **42**, 16-21.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**, 1-20.
- Garda, A. A., Medeiros, P. H. S., Lion, M. B., Brito, M. R. M., Vieira, G. H. C. & Mesquita, D. O. (2014). Autoecology of *Dryadosaura nordestina* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Atlantic forest fragments in Northeastern Brazil. *Zoologia* **31**, 418-425.
- Goicoechea, N., Frost, D. R., De la Riva, I., Pellegrino, K. C. M., Sites, J., Jr., Rodrigues, M. T. & Padial, J. M. (2016). Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* **32**, 624-671.

- Grafen, A. & Hamilton, W. D. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* **326**, 119-157.
- Hernandez Morales, C., Sturaro, M. J., Nunes, P. M. S., Lotzkat, S. & Peloso, P. L. V. (2020). A species-level total evidence phylogeny of the microteiid lizard family Alopoglossidae (Squamata: Gymnophthalmoidea). *Cladistics* **36**, 301-321.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**, 1965-1978.
- Jombart, T. & Dray, S. (2011). adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method.
- Jombart, T., Pavoine, S., Devillard, S. & Pontier, D. (2010). Putting phylogeny into the analysis of biological traits: A methodological approach. *Journal of Theoretical Biology* **264**, 693-701.
- Kolodiuk, M. F., Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2009). The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia* **26**, 581-585.
- Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2016). Testing the Relationships between Diversification, Species Richness, and Trait Evolution. *Systematic Biology* **65**, 975-988.
- Latham, J., Cumani, R., Rosati, I. & Bloise, M. (2014). Global Land Cover Share. From <http://fao.org/geonetwork/srv/>.
- Lenihan, H. S., Holbrook, S. J., Schmitt, R. J. & Brooks, A. J. (2011). Influence of corallivory, competition, and habitat structure on coral community shifts. *Ecology* **92**, 1959-1971.
- 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.
- Maia, T., Almeida-Gomes, M., Siqueira, C. C., Vrcibradic, D., Kiefer, M. C. & Rocha, C. F. D. (2011). Diet of the lizard *Eupleopus gaudichaudii* (Gymnophthalmidae) in Atlantic Rainforest, state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia* **28**, 587-592.
- Marques-Souza, S., Pellegrino, K. C. M., Brunes, T. O., Carnaval, A. C., Damasceno, R. P., Borges, M. L. D., Gallardo, C. C. & Rodrigues, M. T. (2020). Hidden in the DNA: How multiple historical processes and natural history traits shaped patterns of cryptic diversity

- in an Amazon leaf-litter lizard *Loxopholis osvaldoi* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* **47**, 501-515.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2003). Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia* 285-298.
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Colli, G. R., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2016). Life-History Patterns of Lizards of the World. *American Naturalist* **187**, 689-705.
- Miranda, J. P. & Andrade, G. V. (2003). Seasonality in Diet, Perch Use, and Reproduction of the Gecko *Gonatodes humeralis* from Eastern Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology* **37**, 433-438.
- Murphy, J. C., Salvi, D., Santos, J. L., Braswell, A. L., Charles, S. P., Borzee, A. & Jowers, M. J. (2019). The reduced limbed lizards of the genus *Bachia* (Reptilia, Squamata, Gymnophthalmidae); biogeography, cryptic diversity, and morphological convergence in the eastern Caribbean. *Organisms Diversity & Evolution* **19**, 321-340.
- Oliveira, B. H. S., Queiroz, R. N. M., Cavalcanti, L. B. Q. & Mesquita, D. O. (2018). Autecology of neotropical lizard species *Anotosaura vanzolinia* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a Caatinga region, north-eastern Brazil. *Herpetological Journal* **28**, 19-26.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**, 53-74.
- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **71**, 2141-2145.
- Pianka, E. R. & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity* vol. University of California Press: 333p.
- Presch, W. (1980). Evolutionary history of the South-American Microteiid lizards (Teiidae, Gymnophthalminae). *Copeia* 36-56.
- Ramos-Pallares, E., Anaya-Rojas, J. M., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramírez-Pinilla, M. P. (2015). Feeding and Reproductive Ecology of *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in Urban Ecosystems from Colombia. *Journal of Herpetology* **49**, 108-117.
- Ribeiro-Junior, M. A. & Amaral, S. (2017). Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. IV. Alopoglossidae, Gymnophthalmidae. *Zootaxa* **4269**, 151-196.

- Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2011). Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Iheringia Serie Zoologia* **101**, 225-232.
- Ribeiro, M. A., Silva, M. B. & Lima, J. D. (2016). A New Species of *Bachia* Gray 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Guiana Shield. *Herpetologica* **72**, 148-156.
- Rodrigues, M. T. (1984). *Nothobachia ablephara*: Novo gênero e espécie do nordeste do Brasil (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **35**, 361-366.
- Rodrigues, M. T. (1991). Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. I. Introdução à área e descrição de um novo gênero de microteiídeos (*Calyptommatus*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **37**, 285-320.
- Rodrigues, M. T. & Santos, E. M. (2008). A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa* **1873**, 50-60.
- Santos, M. V. G., Macedo, I. G. S., Sousa, R. S., Gogliath, M. & Ribeiro, L. B. (2012). Diet of *Nothobachia ablephara* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area of the San Francisco Valley in northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **5**, 305-307.
- Siedschlag, A. C., Benozzati, M. L., Passoni, J. C. & Rodrigues, M. T. (2010). Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**, 622-630.
- Silva-Neta, A. F., Matias, C. S. L. & Avila, R. W. (2019). Autecology of the lizard *Colobosauroides cearensis* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Brazilian semiarid Caatinga. *Phyllomedusa* **18**, 209-223.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature* **163**, 688.
- Sites Jr., J. W., Reeder, T. W. & Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic Insights on Evolutionary Novelties in Lizards and Snakes: Sex, Birth, Bodies, Niches, and Venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**, 227-244.
- Sites, J. W., Reeder, T. W. & Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**, 227-244.
- Souza, S. M., Pellegrino, K. C. M., Nunes, P. M. S., Teixeira Junior, M., Gordo, M., Carvalho, V. T., Almeida, A., Oliveira, D. P., Frazão, L., Hrbek, T., Farias, I. P. &

- Rodrigues, M. T. (2015). On the Discovery of Bisexual Populations of the Parthenogenetic Lizard *Leposoma percarinatum* (Gymnophthalmidae), with Insights into the Origin of Parthenogenesis in *Leposoma*. *South American Journal of Herpetology* **10**, 121-131.
- Teixeira Jr, M., Vechio, F. D., Nunes, P. M. S., Neto, A. M., Lobo, L. M., Storti, L. F., Gaiga, R. A. J., Dias, P. H. F. & Rodrigues, M. T. (2013). A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the western Brazilian Amazonia. *Zootaxa* **3636**, 401-420.
- Teixeira, M., Recoder, R. S., Camacho, A., Sena, M. A., Navas, C. A. & Rodrigues, M. T. (2013). A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Brazilian Cerrado, and data on its ecology, physiology and behavior. *Zootaxa* **3616**, 173-189.
- Teixeira, R. L. & Fonseca, F. R. (2003). Tópicos ecológicos de *Leposoma scincoides* (Sauria, Gymnophthalmidae) da região de Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Boletim do museu de biologia Mello Leitão* **15**, 17-28.
- Tieleman, B. I., Williams, J. B. & Bloomer, P. (2003). Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**, 207-214.
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W. & Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation* **204**, 23-31.
- Uetz, P. & Hošek, J. (2020). The Reptile Database. From <http://www.reptile-database.org>.
- Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 7877-7881.
- Vitt, L. J., Zani, P. A., Ávila-Pires, T. C. S. & Espósito, M. C. (1998). Geographical ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* in the Amazon rain forest. *Canadian Journal of Zoology* **76**, 1671-1680.
- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E. & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist* **162**, 44-60.
- Wiens, J. J. (2015). Faster diversification on land than sea helps explain global biodiversity patterns among habitats and animal phyla. *Ecology Letters* **18**, 1234-1241.
- Wiens, J. J. (2017). What explains patterns of biodiversity across the Tree of Life? *BioEssays* **39**, 1600128.

Tabela 1. Amostragem das categorias de presas nas 76 populações de 37 espécies de Gymnophthalmidae e o respectivo percentual de ingestão da presa em termos numéricos, volumétricos e de frequência.

| Prey category | N% | V% | F% | Prey category | N% | V% | F% |
|---------------|-------|-------|-------|------------------|-------|-------|-------|
| Acari | 1.33 | 0.07 | 32.43 | Lepidoptera | 0.29 | 0.76 | 32.43 |
| Amblypygi | 0.00 | 0.02 | 2.70 | Mantoidea | 0.42 | 0.71 | 21.62 |
| Araneae | 21.89 | 19.57 | 97.30 | Nematoda | 0.08 | 0.01 | 5.41 |
| Blattaria | 6.20 | 12.15 | 64.86 | Neuroptera | 0.01 | 0.00 | 2.70 |
| Chilopoda | 0.41 | 2.36 | 24.32 | Odonata | 0.00 | 0.06 | 2.70 |
| Coleoptera | 3.57 | 3.14 | 59.46 | Oligochaeta | 0.17 | 0.36 | 5.41 |
| Collembola | 2.94 | 0.16 | 35.14 | Opiliones | 0.72 | 0.40 | 29.73 |
| Dermaptera | 0.90 | 1.92 | 27.03 | Orthoptera | 12.26 | 20.04 | 78.38 |
| Diplopoda | 0.46 | 0.28 | 27.03 | Phasmatodea | 0.02 | 0.02 | 2.70 |
| Diptera | 3.00 | 0.76 | 51.35 | Plecoptera | 0.83 | 1.72 | 5.41 |
| Ephemeroptera | 0.09 | 0.22 | 2.70 | Pseudoscorpiones | 0.24 | 0.08 | 27.03 |
| Formicidae | 3.92 | 1.18 | 54.05 | Psocoptera | 0.38 | 0.04 | 24.32 |
| Gastropoda | 0.74 | 0.19 | 37.84 | Scorpiones | 0.54 | 1.38 | 8.11 |
| Hemiptera | 6.42 | 6.68 | 83.78 | Solifuga | 0.18 | 0.09 | 10.81 |
| Hymenoptera | 0.74 | 1.08 | 35.14 | Tadpoles | 0.01 | 0.00 | 2.70 |
| Insect Eggs | 1.15 | 0.17 | 13.51 | Thysanoptera | 0.03 | 0.00 | 2.70 |
| Isopoda | 5.78 | 5.50 | 51.35 | Thysanura | 0.03 | 0.06 | 5.41 |
| Isoptera | 14.25 | 7.41 | 59.46 | Vegetal | 0.12 | 0.04 | 18.92 |
| Larva | 9.85 | 11.40 | 83.78 | | | | |

Tabela 2. Sinal filogenético estimado para cada categoria de presa encontrada nos lagartos da família Gymnophthalmidae amostrados.

Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| Prey Category | Volume | | Frequency | | Prey Category | Volume | | Frequency | |
|---------------|--------|---------------|-----------|---------------|------------------|--------|-------|-----------|---------------|
| | K | p | K | p | | K | p | K | p |
| Acari | 0.443 | 0.144 | 0.364 | 0.360 | Lepidoptera | 0.313 | 0.548 | 0.293 | 0.688 |
| Amblypygi | 0.397 | 0.338 | 0.397 | 0.340 | Mantoidea | 0.300 | 0.647 | 0.304 | 0.587 |
| Araneae | 0.260 | 0.855 | 0.468 | 0.031* | Nematoda | 0.252 | 0.807 | 0.289 | 0.638 |
| Blattaria | 0.372 | 0.278 | 0.307 | 0.621 | Neuroptera | 0.191 | 0.926 | 0.191 | 0.957 |
| Chilopoda | 0.247 | 0.867 | 0.334 | 0.525 | Odonata | 0.397 | 0.359 | 0.397 | 0.361 |
| Coleoptera | 0.429 | 0.235 | 0.474 | 0.069 | Oligochaeta | 0.313 | 0.603 | 0.506 | 0.141 |
| Collembola | 0.527 | 0.115 | 0.595 | 0.013* | Opiliones | 0.367 | 0.283 | 0.361 | 0.388 |
| Dermoptera | 0.374 | 0.316 | 0.541 | 0.161 | Orthoptera | 0.441 | 0.071 | 0.524 | 0.016* |
| Diplopoda | 0.442 | 0.149 | 0.424 | 0.131 | Phasmatodea | 0.291 | 0.646 | 0.191 | 0.936 |
| Diptera | 0.356 | 0.464 | 0.444 | 0.188 | Plecoptera | 0.191 | 0.937 | 0.254 | 0.667 |
| Ephemeroptera | 0.722 | 0.084 | 0.722 | 0.098 | Pseudoscorpiones | 0.254 | 0.690 | 0.372 | 0.341 |
| Formicidae | 0.353 | 0.388 | 0.699 | 0.004* | Psocoptera | 0.201 | 0.905 | 0.370 | 0.366 |
| Gastropoda | 0.549 | 0.030* | 0.430 | 0.119 | Scorpiones | 0.251 | 0.753 | 0.608 | 0.068 |
| Hemiptera | 0.460 | 0.057 | 0.351 | 0.345 | Solifuga | 0.573 | 0.081 | 0.399 | 0.323 |
| Hymenoptera | 0.287 | 0.680 | 0.390 | 0.215 | Tadpoles | 0.255 | 0.720 | 0.252 | 0.807 |
| Insect Eggs | 0.402 | 0.265 | 0.520 | 0.067 | Thysanoptera | 0.252 | 0.800 | 0.397 | 0.338 |
| Isopoda | 0.374 | 0.351 | 0.454 | 0.168 | Thysanura | 0.397 | 0.334 | 0.357 | 0.521 |
| Isoptera | 0.431 | 0.162 | 0.419 | 0.146 | Vegetal | 0.232 | 0.812 | 0.465 | 0.141 |
| Larva | 0.443 | 0.144 | 0.454 | 0.093 | | | | | |

Tabela 3. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) entre a frequência de presas consumida e as variáveis climáticas dos habitats das espécies de Gymnophthalmidae amostrados nesse estudo. Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| | Temperature | | | Temperature seasonality | | | Precipitation | | | Precipitation seasonality | | | Aridity | | |
|---------------|--------------------|--------|------------------|-------------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|---------------------------|--------|---------------|--------------------|-------|---------------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | P | R ² aj. | F | p |
| Acari | -0.026 | 0.198 | 0.659 | -0.032 | 0.012 | 0.913 | -0.021 | 0.331 | 0.569 | -0.001 | 0.983 | 0.329 | -0.013 | 0.602 | 0.444 |
| Amblypygi | -0.004 | 0.876 | 0.356 | 0.007 | 1.223 | 0.277 | -0.016 | 0.490 | 0.489 | -0.032 | 0.000 | 0.984 | -0.006 | 0.816 | 0.373 |
| Araneae | -0.032 | 0.013 | 0.911 | -0.028 | 0.135 | 0.716 | -0.007 | 0.785 | 0.383 | 0.027 | 1.890 | 0.179 | -0.031 | 0.042 | 0.839 |
| Blattaria | -0.013 | 0.594 | 0.447 | 0.118 | 5.278 | 0.029* | 0.135 | 5.974 | 0.020* | 0.274 | 13.070 | 0.001* | 0.182 | 8.115 | 0.008* |
| Chilopoda | 0.032 | 2.041 | 0.163 | -0.008 | 0.743 | 0.395 | -0.005 | 0.854 | 0.363 | -0.032 | 0.001 | 0.981 | -0.024 | 0.253 | 0.618 |
| Coleoptera | -0.007 | 0.781 | 0.384 | -0.019 | 0.391 | 0.537 | 0.003 | 1.083 | 0.306 | -0.032 | 0.006 | 0.940 | -0.024 | 0.241 | 0.627 |
| Collembola | 0.100 | 4.560 | 0.041* | 0.088 | 4.094 | 0.052 | 0.044 | 2.474 | 0.126 | -0.030 | 0.056 | 0.815 | 0.014 | 1.438 | 0.240 |
| Dermoptera | -0.014 | 0.563 | 0.459 | -0.028 | 0.119 | 0.733 | -0.017 | 0.454 | 0.506 | -0.030 | 0.054 | 0.818 | -0.020 | 0.373 | 0.546 |
| Diplopoda | 0.020 | 1.664 | 0.207 | 0.090 | 4.165 | 0.050* | 0.094 | 4.305 | 0.046* | 0.155 | 6.881 | 0.013* | 0.155 | 6.871 | 0.013* |
| Diptera | 0.098 | 4.491 | 0.042* | 0.089 | 4.128 | 0.051 | 0.077 | 3.670 | 0.065 | -0.032 | 0.012 | 0.914 | 0.024 | 1.802 | 0.189 |
| Ephemeroptera | 0.094 | 4.329 | 0.046* | 0.060 | 3.029 | 0.092 | -0.030 | 0.064 | 0.802 | -0.019 | 0.400 | 0.532 | -0.012 | 0.624 | 0.435 |
| Formicidae | -0.032 | 0.003 | 0.956 | -0.023 | 0.288 | 0.595 | 0.019 | 1.614 | 0.213 | 0.144 | 6.396 | 0.017* | 0.007 | 1.212 | 0.279 |
| Gastropoda | 0.031 | 2.035 | 0.164 | 0.015 | 1.489 | 0.232 | -0.005 | 0.827 | 0.370 | -0.010 | 0.677 | 0.417 | 0.029 | 1.952 | 0.172 |
| Hemiptera | 0.014 | 1.455 | 0.237 | 0.026 | 1.866 | 0.182 | 0.067 | 3.280 | 0.080 | -0.003 | 0.916 | 0.346 | 0.051 | 2.718 | 0.109 |
| Hymenoptera | -0.023 | 0.267 | 0.609 | -0.026 | 0.198 | 0.659 | -0.011 | 0.647 | 0.427 | -0.022 | 0.306 | 0.584 | -0.015 | 0.539 | 0.468 |
| Insect eggs | -0.015 | 0.520 | 0.476 | 0.044 | 2.471 | 0.126 | 0.081 | 3.807 | 0.060 | 0.034 | 2.125 | 0.155 | 0.066 | 3.276 | 0.080 |
| Isopoda | -0.026 | 0.187 | 0.668 | 0.047 | 2.571 | 0.119 | -0.032 | 0.010 | 0.919 | -0.030 | 0.066 | 0.799 | -0.021 | 0.334 | 0.568 |
| Isoptera | 0.308 | 15.220 | <0.001 | 0.126 | 5.629 | 0.024* | 0.104 | 4.715 | 0.038* | 0.027 | 1.883 | 0.180 | 0.072 | 3.470 | 0.072 |
| Larva | 0.046 | 2.538 | 0.121 | -0.025 | 0.213 | 0.648 | 0.025 | 1.809 | 0.188 | -0.032 | 0.000 | 0.988 | -0.031 | 0.053 | 0.820 |
| Lepidoptera | 0.029 | 1.961 | 0.171 | -0.031 | 0.036 | 0.851 | -0.020 | 0.368 | 0.549 | 0.064 | 3.200 | 0.083 | -0.030 | 0.076 | 0.784 |
| Mantoidea | -0.016 | 0.511 | 0.480 | -0.010 | 0.689 | 0.413 | 0.002 | 1.069 | 0.309 | -0.032 | 0.001 | 0.979 | -0.004 | 0.865 | 0.360 |

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|--------|-------|---------------|--------|-------|---------------|--------|-------|---------------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|
| Nematoda | -0.021 | 0.355 | 0.556 | -0.010 | 0.670 | 0.419 | 0.004 | 1.119 | 0.298 | -0.005 | 0.839 | 0.367 | 0.006 | 1.200 | 0.282 |
| Neuroptera | -0.021 | 0.355 | 0.556 | -0.010 | 0.670 | 0.419 | -0.020 | 0.374 | 0.545 | -0.028 | 0.123 | 0.728 | -0.028 | 0.117 | 0.735 |
| Odonata | -0.004 | 0.876 | 0.356 | 0.007 | 1.223 | 0.277 | -0.016 | 0.490 | 0.489 | -0.032 | 0.000 | 0.984 | -0.006 | 0.816 | 0.373 |
| Oligochaeta | -0.021 | 0.352 | 0.557 | -0.019 | 0.405 | 0.529 | -0.013 | 0.588 | 0.449 | -0.020 | 0.387 | 0.539 | -0.001 | 0.978 | 0.330 |
| Opiliones | -0.020 | 0.373 | 0.546 | -0.014 | 0.556 | 0.462 | 0.010 | 1.327 | 0.258 | -0.022 | 0.318 | 0.577 | 0.013 | 1.436 | 0.240 |
| Orthoptera | 0.005 | 1.171 | 0.288 | 0.107 | 4.816 | 0.036* | 0.118 | 5.290 | 0.028* | -0.030 | 0.054 | 0.818 | 0.065 | 3.216 | 0.083 |
| Phasmatodea | -0.021 | 0.355 | 0.556 | -0.010 | 0.670 | 0.419 | -0.020 | 0.374 | 0.545 | -0.028 | 0.123 | 0.728 | -0.028 | 0.117 | 0.735 |
| Plecoptera | -0.014 | 0.550 | 0.464 | 0.000 | 1.006 | 0.324 | 0.032 | 2.066 | 0.161 | 0.008 | 1.266 | 0.269 | 0.024 | 1.788 | 0.191 |
| Pseudoscorpiones | -0.032 | 0.022 | 0.882 | -0.014 | 0.565 | 0.458 | 0.070 | 3.409 | 0.074 | 0.027 | 1.897 | 0.178 | 0.009 | 1.303 | 0.262 |
| Psocoptera | -0.021 | 0.340 | 0.564 | 0.005 | 1.148 | 0.292 | 0.117 | 5.240 | 0.029* | 0.018 | 1.572 | 0.219 | 0.064 | 3.182 | 0.084 |
| Scorpiones | 0.113 | 5.085 | 0.031* | 0.067 | 3.300 | 0.079 | 0.022 | 1.733 | 0.198 | -0.031 | 0.034 | 0.855 | 0.026 | 1.858 | 0.183 |
| Solifuga | -0.018 | 0.432 | 0.516 | -0.031 | 0.039 | 0.844 | 0.040 | 2.332 | 0.137 | 0.078 | 3.724 | 0.063 | 0.006 | 1.205 | 0.281 |
| Tadpoles | -0.021 | 0.355 | 0.556 | -0.010 | 0.670 | 0.419 | 0.004 | 1.119 | 0.298 | -0.005 | 0.839 | 0.367 | 0.006 | 1.200 | 0.282 |
| Thysanoptera | -0.004 | 0.876 | 0.356 | 0.007 | 1.223 | 0.277 | -0.016 | 0.490 | 0.489 | -0.032 | 0.000 | 0.984 | -0.006 | 0.816 | 0.373 |
| Thysanura | -0.017 | 0.477 | 0.495 | -0.031 | 0.039 | 0.845 | 0.028 | 1.933 | 0.174 | 0.005 | 1.160 | 0.290 | -0.011 | 0.666 | 0.421 |
| Vegetal | 0.197 | 8.840 | 0.006* | 0.125 | 5.586 | 0.025* | 0.121 | 5.395 | 0.027* | -0.010 | 0.684 | 0.415 | 0.067 | 3.312 | 0.078 |

Tabela 4. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) entre o consumo volumétrico de presas e as variáveis climáticas dos habitats das espécies de Gymnophthalmidae amostrados nesse estudo. Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| | Temperature | | | Temperature seasonality | | | Precipitation | | | Precipitation seasonality | | | Aridity | | |
|---------------|--------------------|-------|---------------|-------------------------|-------|---------------|--------------------|--------|---------------|---------------------------|-------|---------------|--------------------|--------|---------------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | P | R ² aj. | F | P | R ² aj. | F | p |
| Acari | -0.036 | 0.003 | 0.959 | -0.028 | 0.198 | 0.660 | -0.003 | 0.914 | 0.347 | -0.034 | 0.048 | 0.828 | 0.000 | 1.001 | 0.326 |
| Amblypygi | -0.004 | 0.883 | 0.356 | 0.002 | 1.044 | 0.316 | -0.022 | 0.369 | 0.549 | -0.035 | 0.013 | 0.909 | -0.012 | 0.648 | 0.428 |
| Araneae | -0.012 | 0.658 | 0.424 | 0.027 | 1.812 | 0.189 | -0.014 | 0.594 | 0.447 | -0.018 | 0.476 | 0.496 | -0.024 | 0.317 | 0.578 |
| Blattaria | 0.047 | 2.438 | 0.130 | 0.197 | 8.113 | 0.008* | 0.226 | 9.474 | 0.005* | 0.225 | 9.434 | 0.005* | 0.279 | 12.220 | 0.002* |
| Chilopoda | 0.039 | 2.171 | 0.152 | -0.032 | 0.089 | 0.767 | -0.020 | 0.442 | 0.512 | -0.033 | 0.075 | 0.786 | -0.032 | 0.091 | 0.765 |
| Coleoptera | -0.033 | 0.085 | 0.773 | -0.035 | 0.030 | 0.863 | -0.027 | 0.233 | 0.633 | -0.028 | 0.203 | 0.656 | -0.032 | 0.090 | 0.767 |
| Collembola | 0.064 | 2.976 | 0.096 | 0.034 | 2.028 | 0.165 | -0.023 | 0.335 | 0.568 | 0.089 | 3.831 | 0.060 | -0.028 | 0.208 | 0.652 |
| Dermoptera | 0.019 | 1.563 | 0.222 | -0.033 | 0.064 | 0.802 | -0.035 | 0.019 | 0.890 | 0.019 | 1.547 | 0.224 | -0.036 | 0.005 | 0.942 |
| Diplopoda | 0.037 | 2.105 | 0.158 | 0.085 | 3.705 | 0.064 | 0.085 | 3.679 | 0.065 | 0.059 | 2.827 | 0.104 | 0.115 | 4.766 | 0.038* |
| Diptera | 0.030 | 1.884 | 0.181 | -0.002 | 0.953 | 0.337 | -0.013 | 0.635 | 0.432 | -0.036 | 0.001 | 0.972 | -0.028 | 0.207 | 0.653 |
| Ephemeroptera | 0.096 | 4.064 | 0.054 | 0.089 | 3.836 | 0.060 | -0.030 | 0.143 | 0.709 | -0.017 | 0.523 | 0.475 | -0.003 | 0.914 | 0.347 |
| Formicidae | -0.035 | 0.028 | 0.867 | -0.031 | 0.117 | 0.734 | -0.025 | 0.294 | 0.592 | 0.005 | 1.138 | 0.295 | -0.017 | 0.521 | 0.476 |
| Gastropoda | -0.033 | 0.079 | 0.781 | -0.031 | 0.122 | 0.729 | -0.033 | 0.060 | 0.808 | -0.035 | 0.009 | 0.925 | -0.033 | 0.080 | 0.780 |
| Hemiptera | -0.012 | 0.645 | 0.429 | -0.010 | 0.711 | 0.406 | -0.025 | 0.301 | 0.588 | 0.052 | 2.575 | 0.120 | 0.010 | 1.304 | 0.263 |
| Hymenoptera | -0.024 | 0.330 | 0.571 | -0.030 | 0.143 | 0.708 | -0.033 | 0.066 | 0.799 | 0.040 | 2.209 | 0.148 | -0.032 | 0.108 | 0.745 |
| Insect eggs | 0.017 | 1.498 | 0.231 | 0.020 | 1.594 | 0.217 | 0.076 | 3.401 | 0.076 | -0.031 | 0.116 | 0.736 | 0.052 | 2.584 | 0.119 |
| Isopoda | 0.019 | 1.551 | 0.223 | 0.102 | 4.286 | 0.048* | -0.034 | 0.058 | 0.812 | 0.020 | 1.597 | 0.217 | -0.013 | 0.630 | 0.434 |
| Isoptera | 0.146 | 5.947 | 0.021* | 0.074 | 3.305 | 0.080 | 0.106 | 4.449 | 0.044* | -0.029 | 0.172 | 0.682 | 0.080 | 3.529 | 0.071 |
| Larva | -0.033 | 0.084 | 0.774 | 0.073 | 3.271 | 0.081 | 0.237 | 10.030 | 0.004* | 0.010 | 1.298 | 0.264 | 0.133 | 5.462 | 0.027* |
| Lepidoptera | -0.030 | 0.164 | 0.689 | -0.023 | 0.339 | 0.565 | -0.027 | 0.227 | 0.638 | 0.066 | 3.045 | 0.092 | -0.025 | 0.302 | 0.587 |
| Mantoidea | -0.018 | 0.490 | 0.490 | -0.021 | 0.416 | 0.524 | -0.009 | 0.736 | 0.398 | -0.036 | 0.001 | 0.980 | -0.015 | 0.559 | 0.461 |

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|--------|-------|---------------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|
| Nematoda | -0.022 | 0.372 | 0.547 | -0.016 | 0.547 | 0.466 | -0.001 | 0.960 | 0.336 | -0.011 | 0.685 | 0.415 | 0.000 | 0.994 | 0.327 |
| Neuroptera | -0.022 | 0.372 | 0.547 | -0.016 | 0.547 | 0.466 | -0.026 | 0.266 | 0.610 | -0.028 | 0.203 | 0.656 | -0.034 | 0.059 | 0.809 |
| Odonata | -0.004 | 0.883 | 0.356 | 0.002 | 1.044 | 0.316 | -0.022 | 0.369 | 0.549 | -0.035 | 0.013 | 0.909 | -0.012 | 0.648 | 0.428 |
| Oligochaeta | -0.016 | 0.533 | 0.472 | -0.010 | 0.701 | 0.410 | 0.008 | 1.226 | 0.278 | -0.008 | 0.768 | 0.388 | 0.012 | 1.340 | 0.257 |
| Opiliones | 0.027 | 1.802 | 0.190 | 0.065 | 3.026 | 0.093 | 0.054 | 2.663 | 0.114 | -0.013 | 0.618 | 0.439 | 0.042 | 2.271 | 0.143 |
| Orthoptera | 0.005 | 1.160 | 0.291 | 0.070 | 3.174 | 0.086 | 0.080 | 3.522 | 0.071 | -0.034 | 0.049 | 0.826 | 0.059 | 2.813 | 0.105 |
| Phasmatodea | -0.022 | 0.372 | 0.547 | -0.016 | 0.547 | 0.466 | -0.026 | 0.266 | 0.610 | -0.028 | 0.203 | 0.656 | -0.034 | 0.059 | 0.809 |
| Plecoptera | -0.019 | 0.457 | 0.505 | 0.004 | 1.107 | 0.302 | 0.055 | 2.680 | 0.113 | 0.017 | 1.497 | 0.231 | 0.036 | 2.085 | 0.160 |
| Pseudoscorpiones | -0.035 | 0.032 | 0.859 | -0.034 | 0.035 | 0.854 | -0.028 | 0.213 | 0.648 | -0.036 | 0.002 | 0.961 | -0.023 | 0.340 | 0.565 |
| Psocoptera | -0.014 | 0.606 | 0.443 | -0.005 | 0.869 | 0.359 | 0.021 | 1.626 | 0.213 | 0.017 | 1.508 | 0.230 | 0.017 | 1.496 | 0.232 |
| Scorpiones | 0.205 | 8.478 | 0.007* | - | - | - | 0.033 | 1.985 | 0.170 | -0.034 | 0.038 | 0.848 | 0.032 | 1.950 | 0.174 |
| Solifuga | -0.033 | 0.081 | 0.778 | -0.033 | 0.066 | 0.800 | -0.034 | 0.055 | 0.817 | 0.017 | 1.511 | 0.229 | -0.031 | 0.121 | 0.731 |
| Tadpoles | -0.022 | 0.372 | 0.547 | -0.016 | 0.547 | 0.466 | -0.001 | 0.960 | 0.336 | -0.011 | 0.685 | 0.415 | 0.000 | 0.994 | 0.327 |
| Thysanoptera | -0.004 | 0.883 | 0.356 | 0.002 | 1.044 | 0.316 | -0.022 | 0.369 | 0.549 | -0.035 | 0.013 | 0.909 | -0.012 | 0.648 | 0.428 |
| Thysanura | -0.022 | 0.372 | 0.547 | -0.016 | 0.547 | 0.466 | 0.005 | 1.155 | 0.292 | 0.013 | 1.390 | 0.248 | 0.000 | 0.994 | 0.327 |
| Vegetal | 0.028 | 1.845 | 0.185 | -0.035 | 0.013 | 0.909 | -0.029 | 0.182 | 0.673 | 0.022 | 1.653 | 0.209 | -0.033 | 0.061 | 0.807 |

Tabela 5. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) entre a frequência de presas consumida e a cobertura do solo dos habitats das espécies de Gymnophthalmidae amostrados nesse estudo. Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| | Cropland | | | Grassland | | | Tree covered | | | Shrubs covered | | | Baresoil | | | Water bodies | | |
|---------------|--------------------|-------|-------|--------------------|--------|------------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|--------|------------------|--------------------|-------|---------------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p |
| Acari | -0.032 | 0.018 | 0.893 | -0.025 | 0.216 | 0.645 | -0.023 | 0.284 | 0.598 | -0.019 | 0.401 | 0.531 | -0.031 | 0.045 | 0.833 | -0.001 | 0.971 | 0.332 |
| Amblypygi | -0.013 | 0.590 | 0.448 | -0.015 | 0.538 | 0.469 | 0.039 | 2.305 | 0.139 | -0.013 | 0.602 | 0.444 | -0.031 | 0.030 | 0.863 | -0.027 | 0.163 | 0.689 |
| Araneae | -0.022 | 0.319 | 0.576 | -0.028 | 0.125 | 0.726 | 0.026 | 1.851 | 0.183 | -0.005 | 0.837 | 0.367 | -0.032 | 0.023 | 0.882 | 0.004 | 1.127 | 0.297 |
| Blattaria | 0.021 | 1.702 | 0.202 | 0.024 | 1.799 | 0.190 | 0.095 | 4.339 | 0.046* | 0.042 | 2.406 | 0.131 | -0.009 | 0.717 | 0.404 | -0.018 | 0.419 | 0.522 |
| Chilopoda | -0.031 | 0.031 | 0.862 | -0.023 | 0.295 | 0.591 | -0.003 | 0.912 | 0.347 | 0.016 | 1.507 | 0.229 | -0.003 | 0.906 | 0.349 | -0.025 | 0.230 | 0.635 |
| Coleoptera | 0.063 | 3.160 | 0.085 | -0.031 | 0.049 | 0.827 | 0.097 | 4.426 | 0.044* | -0.008 | 0.755 | 0.392 | 0.038 | 2.249 | 0.144 | -0.032 | 0.014 | 0.905 |
| Collembola | -0.016 | 0.488 | 0.490 | 0.080 | 3.795 | 0.061 | 0.128 | 5.697 | 0.023* | 0.027 | 1.889 | 0.179 | -0.027 | 0.169 | 0.684 | -0.014 | 0.570 | 0.456 |
| Dermaptera | -0.018 | 0.449 | 0.508 | -0.032 | 0.009 | 0.926 | -0.031 | 0.027 | 0.870 | -0.022 | 0.322 | 0.575 | 0.041 | 2.377 | 0.133 | -0.027 | 0.157 | 0.695 |
| Diplopoda | -0.022 | 0.312 | 0.580 | 0.020 | 1.642 | 0.210 | 0.028 | 1.935 | 0.174 | 0.035 | 2.163 | 0.152 | -0.018 | 0.443 | 0.511 | 0.000 | 0.994 | 0.326 |
| Diptera | -0.014 | 0.562 | 0.459 | 0.062 | 3.098 | 0.088 | 0.142 | 6.311 | 0.017* | 0.096 | 4.387 | 0.044* | -0.013 | 0.589 | 0.449 | -0.025 | 0.232 | 0.634 |
| Ephemeroptera | -0.027 | 0.167 | 0.686 | -0.026 | 0.202 | 0.656 | -0.010 | 0.676 | 0.417 | -0.023 | 0.266 | 0.610 | -0.031 | 0.032 | 0.859 | -0.031 | 0.034 | 0.855 |
| Formicidae | -0.032 | 0.010 | 0.920 | -0.018 | 0.421 | 0.521 | 0.029 | 1.955 | 0.172 | -0.012 | 0.619 | 0.437 | -0.032 | 0.003 | 0.960 | -0.020 | 0.366 | 0.550 |
| Gastropoda | -0.031 | 0.050 | 0.824 | -0.032 | 0.018 | 0.893 | -0.023 | 0.276 | 0.603 | 0.035 | 2.168 | 0.151 | -0.032 | 0.020 | 0.888 | 0.143 | 6.318 | 0.017* |
| Hemiptera | 0.010 | 1.319 | 0.260 | -0.026 | 0.183 | 0.672 | -0.027 | 0.174 | 0.680 | 0.053 | 2.795 | 0.105 | -0.030 | 0.060 | 0.808 | -0.032 | 0.006 | 0.941 |
| Hymenoptera | -0.014 | 0.572 | 0.455 | -0.021 | 0.353 | 0.557 | -0.003 | 0.915 | 0.346 | -0.024 | 0.248 | 0.622 | -0.023 | 0.292 | 0.593 | -0.013 | 0.589 | 0.449 |
| Insect eggs | -0.022 | 0.315 | 0.578 | 0.373 | 20.070 | <0.001 | 0.031 | 2.037 | 0.164 | -0.022 | 0.311 | 0.581 | 0.497 | 32.660 | <0.001 | 0.145 | 6.445 | 0.016* |
| Isopoda | 0.012 | 1.376 | 0.250 | -0.023 | 0.271 | 0.607 | -0.012 | 0.612 | 0.440 | -0.030 | 0.061 | 0.807 | 0.021 | 1.685 | 0.204 | -0.029 | 0.110 | 0.743 |
| Isoptera | -0.021 | 0.334 | 0.567 | -0.032 | 0.000 | 0.998 | 0.043 | 2.439 | 0.129 | 0.145 | 6.428 | 0.016* | 0.034 | 2.132 | 0.154 | -0.011 | 0.654 | 0.425 |
| Larva | -0.028 | 0.140 | 0.711 | -0.028 | 0.124 | 0.727 | 0.063 | 3.134 | 0.086 | -0.008 | 0.744 | 0.395 | -0.028 | 0.128 | 0.723 | 0.020 | 1.655 | 0.208 |
| Lepidoptera | -0.019 | 0.408 | 0.528 | 0.032 | 2.069 | 0.160 | -0.018 | 0.435 | 0.514 | -0.024 | 0.243 | 0.625 | -0.023 | 0.276 | 0.603 | 0.090 | 4.169 | 0.050* |
| Mantoidea | -0.028 | 0.124 | 0.727 | -0.012 | 0.630 | 0.433 | -0.032 | 0.013 | 0.911 | -0.031 | 0.037 | 0.849 | -0.029 | 0.111 | 0.741 | -0.031 | 0.049 | 0.826 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|---------------|--------|-------|-------|--------|-------|---------------|--------|--------|------------------|
| Nematoda | -0.032 | 0.001 | 0.979 | -0.015 | 0.538 | 0.469 | -0.013 | 0.604 | 0.443 | -0.013 | 0.602 | 0.444 | -0.031 | 0.030 | 0.863 | -0.032 | 0.001 | 0.982 |
| Neuroptera | -0.016 | 0.493 | 0.488 | -0.032 | 0.019 | 0.893 | -0.022 | 0.322 | 0.574 | -0.022 | 0.307 | 0.584 | -0.031 | 0.030 | 0.863 | -0.027 | 0.163 | 0.689 |
| Odonata | -0.013 | 0.590 | 0.448 | -0.015 | 0.538 | 0.469 | 0.039 | 2.305 | 0.139 | -0.013 | 0.602 | 0.444 | -0.031 | 0.030 | 0.863 | -0.027 | 0.163 | 0.689 |
| Oligochaeta | -0.006 | 0.795 | 0.379 | -0.016 | 0.496 | 0.487 | -0.031 | 0.036 | 0.850 | -0.020 | 0.366 | 0.550 | -0.031 | 0.023 | 0.880 | -0.032 | 0.002 | 0.963 |
| Opiliones | -0.029 | 0.107 | 0.745 | -0.025 | 0.218 | 0.644 | -0.021 | 0.331 | 0.570 | 0.034 | 2.115 | 0.156 | -0.027 | 0.159 | 0.693 | -0.001 | 0.960 | 0.335 |
| Orthoptera | 0.056 | 2.907 | 0.098 | 0.053 | 2.785 | 0.105 | 0.142 | 6.307 | 0.017* | -0.024 | 0.246 | 0.624 | -0.017 | 0.455 | 0.505 | 0.041 | 2.370 | 0.134 |
| Phasmatodea | -0.016 | 0.493 | 0.488 | -0.032 | 0.019 | 0.893 | -0.022 | 0.322 | 0.574 | -0.022 | 0.307 | 0.584 | -0.031 | 0.030 | 0.863 | -0.027 | 0.163 | 0.689 |
| Plecoptera | -0.020 | 0.386 | 0.539 | -0.029 | 0.087 | 0.770 | 0.007 | 1.238 | 0.274 | 0.088 | 4.081 | 0.052 | -0.031 | 0.032 | 0.859 | -0.027 | 0.173 | 0.680 |
| Pseudoscorpiones | -0.032 | 0.019 | 0.891 | -0.028 | 0.122 | 0.730 | 0.016 | 1.512 | 0.228 | 0.052 | 2.745 | 0.108 | -0.023 | 0.267 | 0.609 | 0.009 | 1.287 | 0.265 |
| Psocoptera | -0.031 | 0.044 | 0.835 | 0.013 | 1.410 | 0.244 | 0.027 | 1.877 | 0.181 | 0.031 | 2.031 | 0.164 | -0.027 | 0.160 | 0.692 | -0.032 | 0.000 | 0.997 |
| Scorpiones | 0.083 | 3.907 | 0.057 | 0.002 | 1.064 | 0.310 | -0.005 | 0.856 | 0.362 | -0.002 | 0.937 | 0.341 | -0.032 | 0.001 | 0.979 | -0.026 | 0.178 | 0.676 |
| Solifuga | -0.032 | 0.019 | 0.891 | 0.041 | 2.364 | 0.134 | 0.042 | 2.403 | 0.131 | 0.024 | 1.772 | 0.193 | -0.030 | 0.078 | 0.782 | 0.290 | 14.050 | 0.001* |
| Tadpoles | -0.032 | 0.001 | 0.979 | -0.015 | 0.538 | 0.469 | -0.013 | 0.604 | 0.443 | -0.013 | 0.602 | 0.444 | -0.031 | 0.030 | 0.863 | -0.032 | 0.001 | 0.982 |
| Thysanoptera | -0.013 | 0.590 | 0.448 | -0.015 | 0.538 | 0.469 | 0.039 | 2.305 | 0.139 | -0.013 | 0.602 | 0.444 | -0.031 | 0.030 | 0.863 | -0.027 | 0.163 | 0.689 |
| Thysanura | -0.023 | 0.283 | 0.598 | 0.038 | 2.251 | 0.144 | -0.015 | 0.526 | 0.474 | -0.032 | 0.001 | 0.974 | -0.031 | 0.041 | 0.842 | 0.405 | 22.810 | <0.001 |
| Vegetal | -0.021 | 0.346 | 0.561 | -0.015 | 0.522 | 0.476 | -0.027 | 0.156 | 0.695 | -0.032 | 0.000 | 0.996 | 0.177 | 7.862 | 0.009* | 0.045 | 2.521 | 0.123 |

Tabela 6. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) entre o consumo volumétrico de presas e a cobertura do solo dos habitats das espécies de Gymnophthalmidae amostrados nesse estudo. Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| | Cropland | | | Grassland | | | Tree covered | | | Shrubs covered | | | Baresoil | | | Water bodies | | |
|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|--------|------------------|--------------------|-------|---------------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p |
| Acari | -0.002 | 0.937 | 0.342 | 0.041 | 2.251 | 0.145 | -0.031 | 0.136 | 0.715 | -0.014 | 0.592 | 0.448 | -0.031 | 0.141 | 0.711 | -0.004 | 0.881 | 0.356 |
| Amblypygi | -0.016 | 0.544 | 0.467 | -0.019 | 0.468 | 0.500 | 0.034 | 2.031 | 0.165 | -0.017 | 0.511 | 0.481 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.027 | 0.247 | 0.623 |
| Araneae | -0.030 | 0.162 | 0.691 | -0.035 | 0.011 | 0.918 | 0.033 | 1.998 | 0.169 | -0.018 | 0.501 | 0.485 | -0.020 | 0.420 | 0.522 | -0.021 | 0.396 | 0.534 |
| Blattaria | -0.036 | 0.001 | 0.969 | 0.061 | 2.888 | 0.100 | 0.111 | 4.609 | 0.041* | 0.116 | 4.816 | 0.037* | -0.018 | 0.480 | 0.494 | 0.000 | 1.001 | 0.326 |
| Chilopoda | -0.035 | 0.018 | 0.896 | -0.009 | 0.748 | 0.394 | -0.034 | 0.040 | 0.842 | -0.002 | 0.956 | 0.337 | 0.402 | 20.530 | <0.001 | -0.020 | 0.424 | 0.520 |
| Coleoptera | 0.048 | 2.462 | 0.128 | -0.034 | 0.050 | 0.824 | 0.048 | 2.468 | 0.128 | -0.033 | 0.072 | 0.791 | -0.032 | 0.102 | 0.751 | -0.003 | 0.917 | 0.347 |
| Collembola | -0.033 | 0.072 | 0.791 | 0.021 | 1.613 | 0.215 | 0.082 | 3.601 | 0.068 | -0.010 | 0.724 | 0.402 | -0.022 | 0.378 | 0.544 | 0.092 | 3.947 | 0.057 |
| Dermaptera | -0.035 | 0.015 | 0.904 | -0.004 | 0.890 | 0.354 | -0.003 | 0.912 | 0.348 | -0.033 | 0.066 | 0.799 | 0.471 | 26.860 | <0.001 | -0.009 | 0.744 | 0.396 |
| Diplopoda | -0.029 | 0.175 | 0.679 | 0.042 | 2.286 | 0.142 | 0.075 | 3.362 | 0.077 | 0.020 | 1.586 | 0.218 | -0.020 | 0.440 | 0.512 | -0.010 | 0.712 | 0.406 |
| Diptera | -0.031 | 0.131 | 0.720 | 0.006 | 1.183 | 0.286 | 0.018 | 1.543 | 0.224 | 0.011 | 1.329 | 0.259 | -0.032 | 0.110 | 0.743 | -0.026 | 0.260 | 0.614 |
| Ephemeroptera | -0.028 | 0.214 | 0.647 | -0.025 | 0.298 | 0.590 | -0.018 | 0.498 | 0.486 | -0.032 | 0.113 | 0.739 | -0.034 | 0.041 | 0.841 | -0.024 | 0.311 | 0.582 |
| Formicidae | -0.028 | 0.203 | 0.656 | 0.125 | 5.127 | 0.032* | 0.005 | 1.158 | 0.291 | 0.038 | 2.158 | 0.153 | 0.153 | 6.243 | 0.019* | -0.012 | 0.661 | 0.423 |
| Gastropoda | -0.033 | 0.076 | 0.785 | -0.036 | 0.000 | 0.989 | -0.033 | 0.076 | 0.786 | -0.033 | 0.068 | 0.796 | -0.030 | 0.161 | 0.691 | -0.036 | 0.001 | 0.976 |
| Hemiptera | 0.218 | 9.076 | 0.005* | 0.026 | 1.771 | 0.194 | 0.031 | 1.942 | 0.175 | -0.032 | 0.113 | 0.739 | -0.013 | 0.618 | 0.439 | 0.074 | 3.323 | 0.079 |
| Hymenoptera | -0.021 | 0.392 | 0.536 | 0.013 | 1.394 | 0.248 | -0.016 | 0.532 | 0.472 | -0.034 | 0.048 | 0.828 | -0.032 | 0.096 | 0.759 | -0.024 | 0.329 | 0.571 |
| Insect eggs | -0.023 | 0.353 | 0.557 | 0.182 | 7.453 | 0.011* | 0.022 | 1.638 | 0.211 | -0.012 | 0.646 | 0.428 | -0.006 | 0.840 | 0.367 | -0.023 | 0.357 | 0.555 |
| Isopoda | 0.019 | 1.552 | 0.223 | -0.021 | 0.390 | 0.537 | -0.017 | 0.521 | 0.477 | -0.030 | 0.163 | 0.690 | -0.015 | 0.576 | 0.454 | -0.027 | 0.225 | 0.639 |
| Isoptera | -0.029 | 0.189 | 0.667 | -0.030 | 0.143 | 0.708 | 0.052 | 2.603 | 0.118 | 0.198 | 8.135 | 0.008* | -0.033 | 0.087 | 0.770 | -0.031 | 0.116 | 0.737 |
| Larva | -0.036 | 0.006 | 0.940 | 0.079 | 3.502 | 0.072 | 0.104 | 4.359 | 0.046* | 0.046 | 2.404 | 0.132 | -0.024 | 0.317 | 0.578 | 0.139 | 5.699 | 0.024* |
| Lepidoptera | -0.033 | 0.075 | 0.786 | -0.001 | 0.960 | 0.336 | -0.015 | 0.582 | 0.452 | -0.035 | 0.031 | 0.861 | -0.033 | 0.085 | 0.772 | -0.021 | 0.390 | 0.537 |
| Mantoidea | -0.026 | 0.270 | 0.608 | -0.020 | 0.430 | 0.518 | -0.036 | 0.004 | 0.948 | -0.035 | 0.018 | 0.894 | -0.032 | 0.109 | 0.744 | -0.008 | 0.781 | 0.385 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|---------------|--------|-------|---------------|--------|-------|---------------|--------|-------|-------|
| Nematoda | -0.036 | 0.001 | 0.975 | -0.019 | 0.468 | 0.500 | -0.018 | 0.497 | 0.487 | -0.017 | 0.511 | 0.481 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.023 | 0.358 | 0.555 |
| Neuroptera | -0.019 | 0.454 | 0.506 | -0.034 | 0.052 | 0.821 | -0.026 | 0.252 | 0.620 | -0.026 | 0.252 | 0.620 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.027 | 0.247 | 0.623 |
| Odonata | -0.016 | 0.544 | 0.467 | -0.019 | 0.468 | 0.500 | 0.034 | 2.031 | 0.165 | -0.017 | 0.511 | 0.481 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.027 | 0.247 | 0.623 |
| Oligochaeta | -0.032 | 0.104 | 0.749 | -0.011 | 0.671 | 0.420 | -0.025 | 0.305 | 0.586 | -0.009 | 0.733 | 0.399 | -0.034 | 0.045 | 0.833 | -0.027 | 0.250 | 0.621 |
| Opiliones | 0.028 | 1.846 | 0.185 | -0.021 | 0.416 | 0.524 | 0.052 | 2.578 | 0.120 | 0.000 | 0.995 | 0.327 | -0.025 | 0.285 | 0.598 | -0.027 | 0.249 | 0.622 |
| Orthoptera | 0.020 | 1.596 | 0.217 | 0.061 | 2.879 | 0.101 | 0.104 | 4.368 | 0.046* | -0.015 | 0.564 | 0.459 | 0.007 | 1.217 | 0.279 | -0.035 | 0.025 | 0.876 |
| Phasmatodea | -0.019 | 0.454 | 0.506 | -0.034 | 0.052 | 0.821 | -0.026 | 0.252 | 0.620 | -0.026 | 0.252 | 0.620 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.027 | 0.247 | 0.623 |
| Plecoptera | -0.023 | 0.338 | 0.566 | -0.030 | 0.159 | 0.694 | 0.009 | 1.258 | 0.272 | 0.088 | 3.790 | 0.062 | -0.034 | 0.034 | 0.855 | -0.026 | 0.253 | 0.619 |
| Pseudoscorpiones | -0.016 | 0.532 | 0.472 | -0.020 | 0.443 | 0.511 | -0.036 | 0.004 | 0.952 | -0.027 | 0.249 | 0.622 | -0.033 | 0.066 | 0.799 | -0.026 | 0.266 | 0.610 |
| Psocoptera | -0.034 | 0.059 | 0.810 | -0.010 | 0.656 | 0.403 | -0.016 | 0.532 | 0.472 | -0.006 | 0.838 | 0.368 | -0.034 | 0.056 | 0.815 | -0.020 | 0.422 | 0.521 |
| Scorpiones | 0.039 | 2.167 | 0.152 | 0.010 | 1.292 | 0.265 | 0.052 | 2.583 | 0.119 | 0.001 | 1.041 | 0.316 | -0.036 | 0.001 | 0.980 | -0.011 | 0.680 | 0.417 |
| Solifuga | -0.015 | 0.578 | 0.454 | -0.034 | 0.041 | 0.841 | 0.018 | 1.533 | 0.226 | 0.125 | 5.126 | 0.032* | -0.034 | 0.039 | 0.845 | -0.029 | 0.184 | 0.672 |
| Tadpoles | -0.036 | 0.001 | 0.975 | -0.019 | 0.468 | 0.500 | -0.018 | 0.497 | 0.487 | -0.017 | 0.511 | 0.481 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.023 | 0.358 | 0.555 |
| Thysanoptera | -0.016 | 0.544 | 0.467 | -0.019 | 0.468 | 0.500 | 0.034 | 2.031 | 0.165 | -0.017 | 0.511 | 0.481 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.027 | 0.247 | 0.623 |
| Thysanura | -0.034 | 0.058 | 0.811 | -0.019 | 0.468 | 0.500 | -0.026 | 0.260 | 0.614 | -0.017 | 0.511 | 0.481 | -0.034 | 0.033 | 0.856 | -0.017 | 0.514 | 0.479 |
| Vegetal | -0.036 | 0.000 | 0.993 | -0.033 | 0.062 | 0.805 | -0.035 | 0.024 | 0.877 | -0.023 | 0.355 | 0.556 | 0.227 | 9.505 | 0.005* | -0.011 | 0.682 | 0.416 |

Tabela 7. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) entre a frequência de presas consumida e as propriedades do solo utilizado pelas espécies de Gymnophthalmidae amostrados nesse estudo. Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| | Sand content | | | Clay content | | | Silt content | | | Fossoriality | | |
|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|-------|---------------|
| | R ² aj. | F | p |
| Acari | 0.039 | 2.298 | 0.140 | 0.014 | 1.451 | 0.238 | 0.012 | 1.395 | 0.247 | -0.025 | 0.229 | 0.636 |
| Amblypygi | -0.019 | 0.405 | 0.529 | -0.031 | 0.027 | 0.872 | 0.005 | 1.171 | 0.288 | -0.024 | 0.242 | 0.626 |
| Araneae | 0.057 | 2.929 | 0.097 | 0.065 | 3.226 | 0.082 | -0.020 | 0.378 | 0.543 | 0.044 | 2.487 | 0.125 |
| Blattaria | 0.138 | 6.111 | 0.019* | 0.033 | 2.091 | 0.158 | 0.123 | 5.467 | 0.026* | 0.119 | 5.330 | 0.028* |
| Chilopoda | -0.028 | 0.130 | 0.721 | -0.014 | 0.573 | 0.455 | -0.001 | 0.972 | 0.332 | -0.016 | 0.486 | 0.491 |
| Coleoptera | -0.027 | 0.151 | 0.700 | 0.092 | 4.230 | 0.048* | 0.082 | 3.849 | 0.059 | 0.025 | 1.806 | 0.189 |
| Collembola | -0.032 | 0.016 | 0.901 | -0.032 | 0.014 | 0.906 | -0.032 | 0.001 | 0.974 | 0.019 | 1.614 | 0.213 |
| Dermaptera | 0.000 | 1.011 | 0.322 | -0.016 | 0.484 | 0.492 | -0.004 | 0.857 | 0.362 | -0.032 | 0.017 | 0.898 |
| Diplopoda | 0.069 | 3.372 | 0.076 | -0.009 | 0.729 | 0.400 | 0.084 | 3.925 | 0.057 | 0.001 | 1.028 | 0.319 |
| Diptera | -0.011 | 0.647 | 0.427 | -0.026 | 0.178 | 0.676 | 0.027 | 1.877 | 0.181 | 0.016 | 1.516 | 0.227 |
| Ephemeroptera | -0.028 | 0.117 | 0.735 | -0.024 | 0.256 | 0.617 | 0.014 | 1.442 | 0.239 | -0.032 | 0.006 | 0.941 |
| Formicidae | 0.079 | 3.757 | 0.062 | 0.042 | 2.406 | 0.131 | 0.043 | 2.431 | 0.129 | -0.032 | 0.007 | 0.936 |
| Gastropoda | 0.056 | 2.900 | 0.099 | -0.032 | 0.007 | 0.932 | 0.112 | 5.033 | 0.032* | 0.005 | 1.172 | 0.287 |
| Hemiptera | -0.021 | 0.350 | 0.558 | -0.030 | 0.069 | 0.795 | -0.012 | 0.611 | 0.440 | 0.009 | 1.281 | 0.266 |
| Hymenoptera | -0.031 | 0.030 | 0.864 | -0.030 | 0.054 | 0.817 | -0.026 | 0.187 | 0.668 | 0.027 | 1.898 | 0.178 |
| Insect eggs | 0.050 | 2.700 | 0.111 | 0.024 | 1.781 | 0.192 | 0.020 | 1.656 | 0.208 | 0.004 | 1.118 | 0.299 |
| Isopoda | -0.015 | 0.541 | 0.468 | -0.006 | 0.820 | 0.372 | -0.030 | 0.055 | 0.816 | -0.018 | 0.449 | 0.508 |
| Isoptera | -0.031 | 0.047 | 0.830 | - | - | - | -0.014 | 0.555 | 0.462 | 0.114 | 5.133 | 0.031* |
| Larva | 0.076 | 3.636 | 0.066 | 0.080 | 3.782 | 0.061 | -0.020 | 0.373 | 0.546 | 0.030 | 1.997 | 0.168 |
| Lepidoptera | 0.032 | 2.064 | 0.161 | 0.058 | 2.982 | 0.094 | -0.019 | 0.393 | 0.536 | -0.010 | 0.688 | 0.413 |
| Mantoidea | 0.003 | 1.090 | 0.305 | -0.024 | 0.239 | 0.628 | 0.009 | 1.281 | 0.267 | 0.003 | 1.096 | 0.303 |

| | | | | | | | | | | | | |
|------------------|--------|-------|---------------|--------|-------|-------|--------|-------|---------------|--------|--------|---------------|
| Nematoda | -0.008 | 0.744 | 0.395 | -0.010 | 0.676 | 0.417 | -0.021 | 0.328 | 0.571 | -0.017 | 0.474 | 0.496 |
| Neuroptera | -0.032 | 0.002 | 0.966 | -0.031 | 0.023 | 0.880 | -0.032 | 0.006 | 0.939 | -0.031 | 0.040 | 0.842 |
| Odonata | -0.019 | 0.405 | 0.529 | -0.031 | 0.027 | 0.872 | 0.005 | 1.171 | 0.288 | -0.024 | 0.242 | 0.626 |
| Oligochaeta | -0.006 | 0.799 | 0.378 | -0.032 | 0.006 | 0.937 | 0.032 | 2.058 | 0.161 | -0.017 | 0.450 | 0.507 |
| Opiliones | 0.077 | 3.677 | 0.064 | -0.030 | 0.062 | 0.805 | 0.108 | 4.861 | 0.035* | 0.013 | 1.429 | 0.241 |
| Orthoptera | -0.012 | 0.605 | 0.443 | 0.020 | 1.648 | 0.209 | -0.031 | 0.028 | 0.868 | 0.248 | 11.550 | 0.002* |
| Phasmatodea | -0.032 | 0.002 | 0.966 | -0.031 | 0.023 | 0.880 | -0.032 | 0.006 | 0.939 | -0.031 | 0.040 | 0.842 |
| Plecoptera | -0.018 | 0.449 | 0.508 | -0.012 | 0.615 | 0.439 | -0.029 | 0.099 | 0.756 | -0.032 | 0.013 | 0.908 |
| Pseudoscorpiones | -0.007 | 0.763 | 0.389 | 0.089 | 4.144 | 0.050 | -0.028 | 0.143 | 0.708 | 0.039 | 2.293 | 0.140 |
| Psocoptera | 0.116 | 5.198 | 0.030* | -0.008 | 0.747 | 0.394 | 0.092 | 4.227 | 0.048* | -0.017 | 0.456 | 0.505 |
| Scorpiones | -0.025 | 0.210 | 0.650 | -0.032 | 0.001 | 0.977 | -0.015 | 0.539 | 0.469 | -0.019 | 0.403 | 0.530 |
| Solifuga | 0.093 | 4.298 | 0.047* | 0.032 | 2.054 | 0.162 | 0.060 | 3.046 | 0.091 | -0.025 | 0.216 | 0.645 |
| Tadpoles | -0.008 | 0.744 | 0.395 | -0.010 | 0.676 | 0.417 | -0.021 | 0.328 | 0.571 | -0.017 | 0.474 | 0.496 |
| Thysanoptera | -0.019 | 0.405 | 0.529 | -0.031 | 0.027 | 0.872 | 0.005 | 1.171 | 0.288 | -0.024 | 0.242 | 0.626 |
| Thysanura | 0.034 | 2.124 | 0.155 | 0.038 | 2.249 | 0.144 | -0.009 | 0.709 | 0.406 | -0.031 | 0.037 | 0.849 |
| Vegetal | 0.056 | 2.885 | 0.099 | 0.008 | 1.260 | 0.270 | 0.111 | 5.014 | 0.032* | - | - | - |

Tabela 8. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) entre o consumo volumétrico de presas e as propriedades do solo utilizado pelas espécies de Gymnophthalmidae amostrados nesse estudo. Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| | Sand content | | | Clay content | | | Silt content | | | Fossoriality | | |
|---------------|--------------------|-------|---------------|--------------------|--------|---------------|--------------------|--------|---------------|--------------------|--------|---------------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p |
| Acari | 0.107 | 4.473 | 0.043* | 0.007 | 1.196 | 0.284 | 0.090 | 3.858 | 0.060 | -0.030 | 0.143 | 0.708 |
| Amblypygi | -0.014 | 0.611 | 0.441 | -0.036 | 0.004 | 0.950 | 0.010 | 1.302 | 0.264 | -0.028 | 0.209 | 0.651 |
| Araneae | -0.035 | 0.027 | 0.870 | -0.004 | 0.879 | 0.357 | -0.031 | 0.119 | 0.733 | -0.005 | 0.860 | 0.362 |
| Blattaria | 0.230 | 9.658 | 0.004* | 0.021 | 1.614 | 0.214 | 0.243 | 10.290 | 0.003* | 0.075 | 3.362 | 0.077 |
| Chilopoda | -0.034 | 0.034 | 0.856 | -0.019 | 0.448 | 0.509 | -0.035 | 0.032 | 0.859 | -0.021 | 0.399 | 0.533 |
| Coleoptera | -0.032 | 0.115 | 0.738 | 0.012 | 1.344 | 0.256 | -0.026 | 0.268 | 0.609 | 0.022 | 1.646 | 0.210 |
| Collembola | 0.065 | 3.001 | 0.094 | -0.026 | 0.268 | 0.609 | 0.074 | 3.334 | 0.079 | -0.023 | 0.353 | 0.557 |
| Dermaptera | -0.001 | 0.964 | 0.335 | -0.036 | 0.002 | 0.968 | 0.023 | 1.691 | 0.204 | -0.035 | 0.010 | 0.920 |
| Diplopoda | -0.018 | 0.490 | 0.490 | -0.013 | 0.628 | 0.435 | -0.031 | 0.115 | 0.737 | -0.002 | 0.933 | 0.342 |
| Diptera | -0.017 | 0.521 | 0.477 | -0.023 | 0.342 | 0.563 | 0.031 | 1.928 | 0.176 | -0.018 | 0.495 | 0.488 |
| Ephemeroptera | -0.031 | 0.139 | 0.712 | -0.029 | 0.175 | 0.679 | 0.010 | 1.283 | 0.267 | -0.036 | 0.001 | 0.979 |
| Formicidae | 0.017 | 1.504 | 0.230 | -0.031 | 0.120 | 0.732 | 0.032 | 1.973 | 0.171 | -0.032 | 0.089 | 0.768 |
| Gastropoda | -0.027 | 0.240 | 0.628 | -0.036 | 0.000 | 0.982 | -0.013 | 0.624 | 0.436 | -0.032 | 0.107 | 0.746 |
| Hemiptera | 0.053 | 2.635 | 0.116 | 0.012 | 1.359 | 0.254 | 0.084 | 3.657 | 0.066 | 0.020 | 1.586 | 0.218 |
| Hymenoptera | 0.004 | 1.121 | 0.299 | 0.005 | 1.150 | 0.293 | -0.023 | 0.343 | 0.563 | -0.025 | 0.288 | 0.596 |
| Insect eggs | 0.064 | 2.980 | 0.095 | 0.054 | 2.656 | 0.114 | 0.008 | 1.240 | 0.275 | -0.020 | 0.445 | 0.510 |
| Isopoda | -0.028 | 0.219 | 0.643 | -0.015 | 0.577 | 0.454 | -0.035 | 0.013 | 0.911 | -0.025 | 0.280 | 0.601 |
| Isoptera | 0.013 | 1.395 | 0.248 | 0.016 | 1.484 | 0.233 | -0.021 | 0.391 | 0.537 | 0.276 | 12.040 | 0.002* |
| Larva | 0.212 | 8.787 | 0.006* | 0.281 | 12.310 | 0.002* | 0.017 | 1.493 | 0.232 | 0.293 | 13.020 | 0.001* |
| Lepidoptera | -0.006 | 0.839 | 0.367 | 0.011 | 1.331 | 0.258 | -0.032 | 0.111 | 0.741 | -0.028 | 0.215 | 0.647 |
| Mantoidea | 0.003 | 1.083 | 0.307 | -0.028 | 0.219 | 0.644 | 0.005 | 1.159 | 0.291 | -0.007 | 0.789 | 0.382 |

| | | | | | | | | | | | | |
|------------------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|---------------|
| Nematoda | -0.013 | 0.625 | 0.436 | -0.015 | 0.560 | 0.460 | -0.027 | 0.248 | 0.622 | -0.020 | 0.438 | 0.514 |
| Neuroptera | -0.035 | 0.024 | 0.878 | -0.033 | 0.071 | 0.792 | -0.036 | 0.000 | 0.992 | -0.035 | 0.024 | 0.879 |
| Odonata | -0.014 | 0.611 | 0.441 | -0.036 | 0.004 | 0.950 | 0.010 | 1.302 | 0.264 | -0.028 | 0.209 | 0.651 |
| Oligochaeta | 0.000 | 1.000 | 0.326 | -0.021 | 0.410 | 0.527 | -0.008 | 0.764 | 0.390 | -0.016 | 0.549 | 0.465 |
| Opiliones | -0.030 | 0.164 | 0.689 | -0.024 | 0.307 | 0.584 | -0.036 | 0.002 | 0.966 | -0.004 | 0.870 | 0.359 |
| Orthoptera | -0.025 | 0.299 | 0.589 | 0.020 | 1.604 | 0.216 | -0.035 | 0.021 | 0.885 | 0.157 | 6.407 | 0.017* |
| Phasmatodea | -0.035 | 0.024 | 0.878 | -0.033 | 0.071 | 0.792 | -0.036 | 0.000 | 0.992 | -0.035 | 0.024 | 0.879 |
| Plecoptera | -0.013 | 0.636 | 0.432 | -0.005 | 0.848 | 0.365 | -0.031 | 0.128 | 0.723 | -0.036 | 0.003 | 0.955 |
| Pseudoscorpiones | 0.008 | 1.227 | 0.277 | -0.030 | 0.169 | 0.685 | 0.016 | 1.470 | 0.236 | -0.033 | 0.061 | 0.806 |
| Psocoptera | 0.019 | 1.550 | 0.224 | -0.016 | 0.553 | 0.463 | 0.009 | 1.258 | 0.272 | -0.032 | 0.110 | 0.743 |
| Scorpiones | -0.023 | 0.348 | 0.560 | -0.010 | 0.700 | 0.410 | -0.018 | 0.494 | 0.488 | 0.050 | 2.539 | 0.122 |
| Solifuga | 0.016 | 1.460 | 0.237 | -0.032 | 0.092 | 0.764 | 0.035 | 2.042 | 0.164 | -0.032 | 0.114 | 0.738 |
| Tadpoles | -0.013 | 0.625 | 0.436 | -0.015 | 0.560 | 0.460 | -0.027 | 0.248 | 0.622 | -0.020 | 0.438 | 0.514 |
| Thysanoptera | -0.014 | 0.611 | 0.441 | -0.036 | 0.004 | 0.950 | 0.010 | 1.302 | 0.264 | -0.028 | 0.209 | 0.651 |
| Thysanura | 0.010 | 1.285 | 0.267 | -0.021 | 0.394 | 0.535 | 0.005 | 1.133 | 0.296 | -0.034 | 0.042 | 0.839 |
| Vegetal | -0.033 | 0.079 | 0.781 | -0.035 | 0.007 | 0.934 | -0.032 | 0.094 | 0.762 | -0.036 | 0.000 | 0.983 |

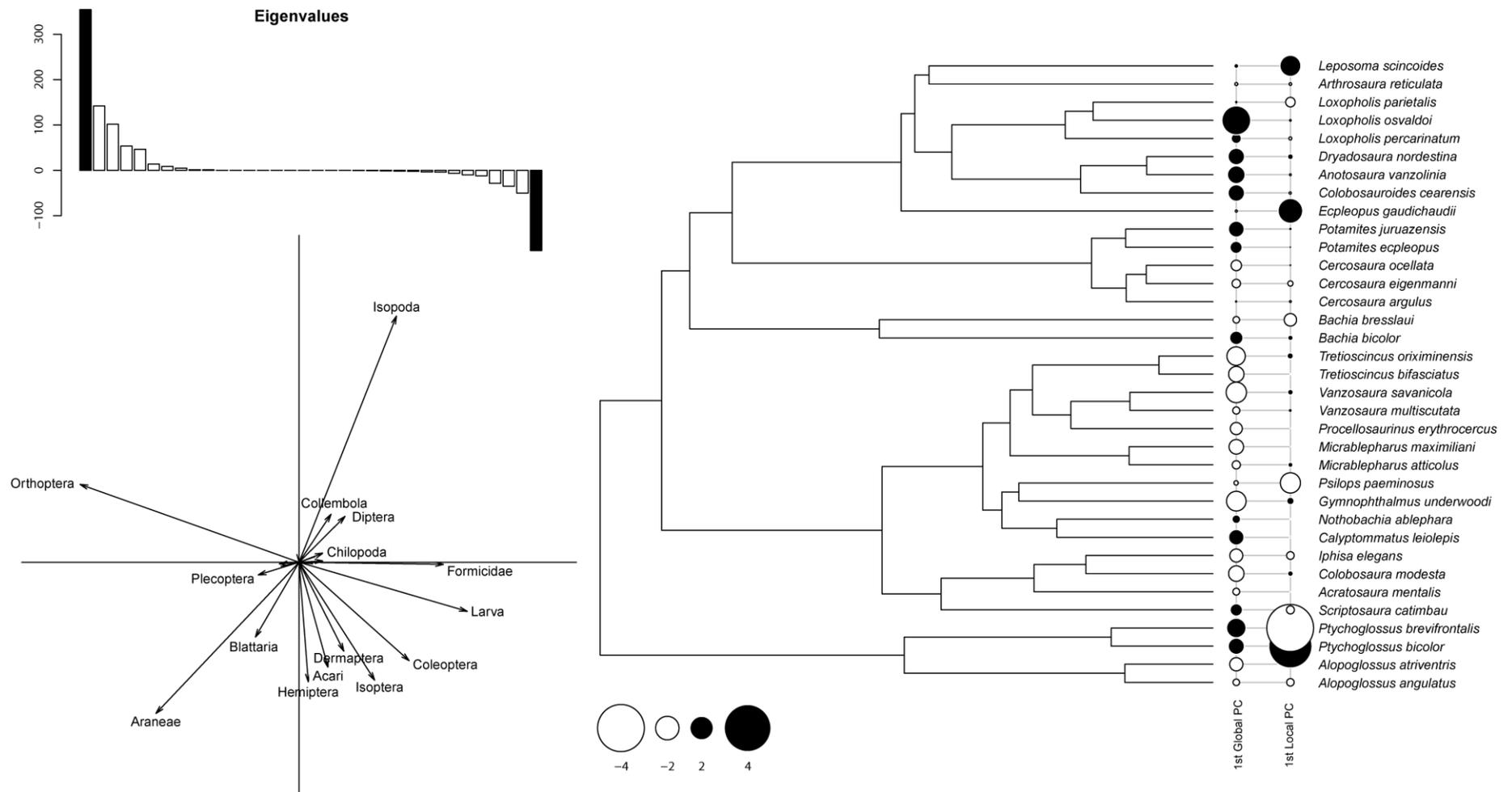


Figura 1. Resultado geral da análise filogenética de componentes principais (pPCA) para a frequência no consumo de presas em lagartos da família Gymnophthalmidae. O tamanho dos círculos são proporcionais ao comprimento dos eixos, sendo os círculos pretos (valores positivos) indicando o fator histórico e os círculos brancos (valores negativos) o fator ecológico. O quadro inferior esquerdo mostra as principais presas responsáveis pela estruturação histórica e ecológica dos resultados.

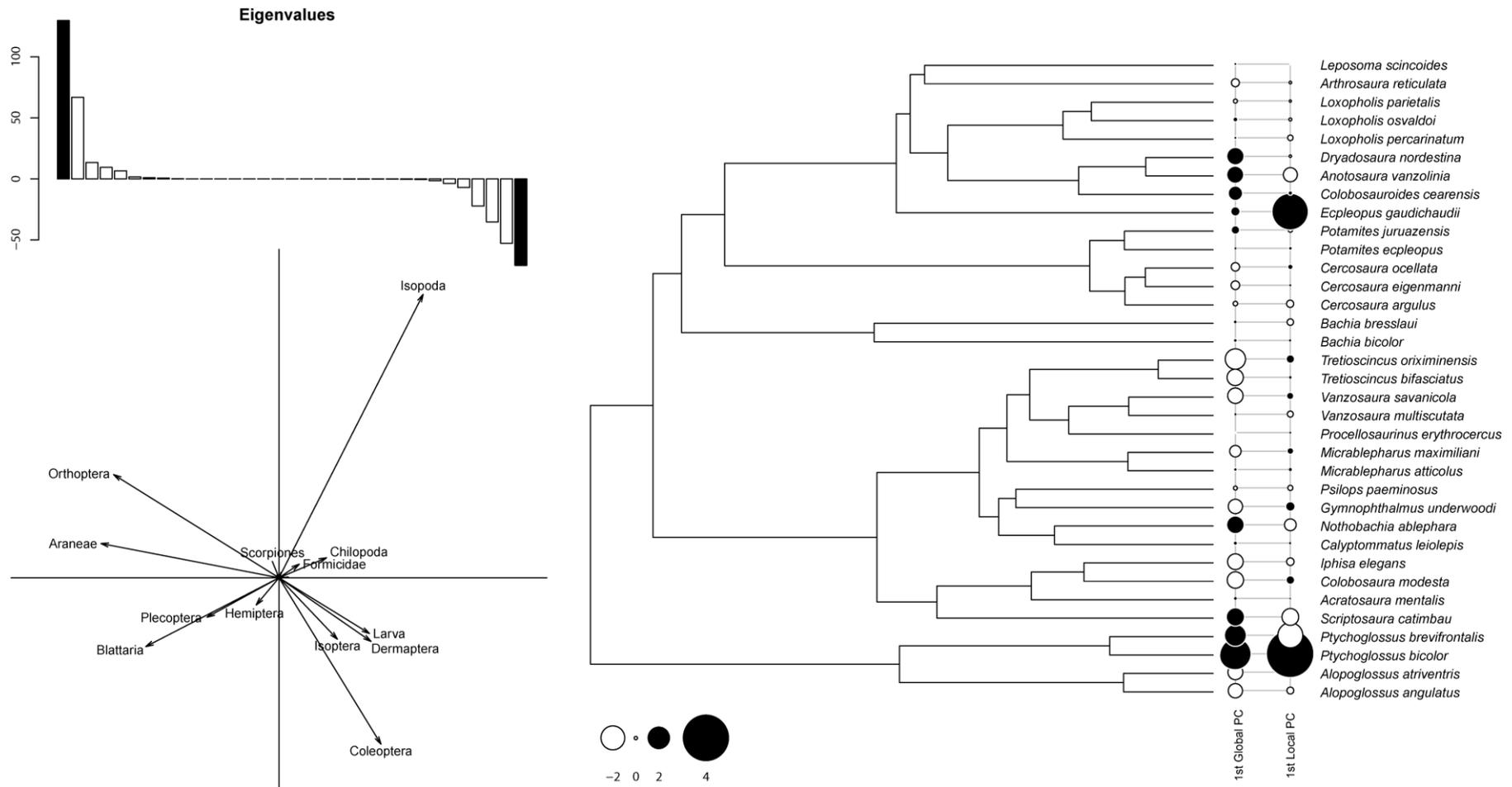


Figura 2. Resultado geral da análise filogenética de componentes principais (pPCA) para o consumo volumétrico de presas em lagartos da família Gymnophthalmidae. O tamanho dos círculos são proporcionais ao comprimento dos eixos, sendo os círculos pretos (valores positivos) indicando o fator histórico e os círculos brancos (valores negativos) o fator ecológico. O quadro inferior esquerdo mostra as principais presas responsáveis pela estruturação histórica e ecológica dos resultados.

CAPÍTULO 3

Estratégias reprodutivas em lagartos tropicais (Squamata: Gymnophthalmidae) de ninhada
fixa

**Estratégias reprodutivas em lagartos tropicais (Squamata: Gymnophthalmidae) de
ninhada fixa**

Bruno Halluan S. Oliveira¹, Guarino R. Colli², Laurie J. Vitt³ and Daniel O. Mesquita¹

¹Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, Cidade
Universitária, João Pessoa, Paraíba, 58059-900, Brazil.

²Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, 70910-
900, Brazil.

³Sam Noble Museum and Department of Biology, University of Oklahoma, Norman,
Oklahoma, 73072, USA.

INTRODUÇÃO

História de vida representa o conjunto de aspectos biológicos de um indivíduo, desde o seu nascimento até sua morte, como a idade da maturidade sexual, a fecundidade, o investimento parental e a expectativa de vida (Ricklefs & Relyea, 2016). Considerando que os recursos na natureza podem ser limitantes, além das diversas variações ambientais ao redor do globo, as espécies podem investir mais energia em determinadas funções, restringindo ou reduzindo o seu investimento em outras (Stearns, 1992; Mesquita et al., 2016b). Dessa forma, as características da história de vida podem variar entre as espécies, populações ou até indivíduos. Dentre os répteis Squamata por exemplo, muitos lagartos possuem características fixas de história de vida, enquanto que outras são mais flexíveis, algumas ainda apresentam vida curta e reprodução precoce, enquanto outras apresentam vida relativamente longa com reprodução retardada (Tinkle et al., 1970; Dunham et al., 1988; Mesquita et al., 2016a).

Características relevantes de história de vida em répteis incluem modo de forrageamento, tamanho corporal, tamanho e massa da ninhada (Vitt & Price, 1982; Dunham & Miles, 1985; Dunham et al., 1988). O tamanho do corpo, por exemplo, pode predizer e moldar várias características reprodutivas das espécies. Uma delas é o tamanho da ninhada, visto que muitos estudos já observaram que em muitas espécies, o número de ovos produzidos ou a massa total da ninhada aumentam com o tamanho do corpo das fêmeas (Blueweiss et al., 1978; Vitt, 1981; Du et al., 2005). A massa relativa da ninhada também é uma das características essenciais no estudo de história de vida dos Squamata, já que parte da energia destinada à reprodução é utilizada também na alocação de energia aos filhotes (Tinkle et al., 1970; Vitt & Price, 1982).

Todos esses aspectos da vida reprodutiva das espécies, em especial nos répteis, podem sofrer várias influências, sejam elas ambientais, filogenéticas ou de ambas (Dunham & Miles, 1985; Brown & Shine, 2006; Mesquita et al., 2016b). O tamanho da ninhada em lagartos, por exemplo, pode variar em diversos gradientes latitudinais e ser influenciada por padrões climáticos e de sazonalidade. Em geral, maiores valores latitudinais proporcionam produção de ninhadas maiores em lagartos (Mesquita et al., 2016b; Meiri et al., 2020). Por outro lado, o tamanho da ninhada pode estar associado à história evolutiva dos táxons, já que muitos grupos de lagartos possuem ninhada fixa em um ou dois ovos, independente das condições climáticas locais (Losos, 2009; Mesquita et al., 2016b; Meiri et al., 2020).

As principais variações nas características de história de vida das espécies são atribuídas às características climáticas, principalmente a temperatura e a precipitação (Fitch, 1985). No entanto, vários outros fatores como especialização de hábitat e modo de forrageamento tem sido sugerido como determinante às variações reprodutivas das espécies. Por exemplo, é sugerido que espécie de lagartos arbóreos, fossoriais e saxícolas possuem ninhadas menores, o que permite maior mobilidade às fêmeas grávidas nesses ambientes (Andrews & Rand, 1974; Vitt, 1981; Ashton, 2005). Alguns autores ainda sugerem que a massa relativa da ninhada coevoluiu com o modo de forrageamento (Vitt & Congdon, 1978; Huey & Pianka, 1981).

O tamanho da ninhada é considerado uma das características mais importantes na história de vida dos vertebrados, e em répteis Squamata pode variar entre 1 a mais de 100 ovos (Stearns, 1989; Vitt & Caldwell, 2013). Como já discutido anteriormente, essa variação pode estar relacionada a uma resposta adaptativa desses animais aos fatores ambientais, latitudinais ou ainda associados ao tamanho do corpo nas fêmeas, de forma a aumentar o sucesso reprodutivo na espécie. Naturalmente, espécies que produzem maiores ninhadas possuem maior probabilidade de sucesso reprodutivo e sobrevivência, contudo, as vantagens e os custos associados a ninhadas maiores ou menores ainda tem sido alvo de estudo entre os ecólogos. Em alguns casos, por exemplo, produzir ninhadas pequenas em uma alta frequência poderia ser mais vantajoso, pois carregar muitos ovos poderia reduzir o desempenho locomotor e o sucesso de forrageamento das fêmeas, aumentando os riscos de predação e extinção (Meiri et al., 2013; Meiri et al., 2020). Porém, uma alta frequência na produção de ovos se tornaria inviável em ambientes instáveis ou sazonais, o que reforçaria a ideia de que a produção de ninhadas seria uma resposta adaptativa às variações ambientais.

Por outro lado, algumas linhagens de répteis Squamata possuem tamanho de ninhada invariável, produzindo um ou dois ovos, dependendo da espécie ou do táxon em questão. Embora alguns estudos tentem correlacionar o estado de produção de um número fixo de descendentes ao uso de determinados ambientes, como a arborização ou a fossorialidade (e.g. Andrews & Rand, 1974; Ashton, 2005), sabe-se que a produção fixa de ninhada evoluiu independentemente em diversas linhagens de lagartos, como anoles, geckos, dibamídeos e gimnoftalmídeos (Shine & Greer, 1991). Para esses lagartos de ninhada fixa, outras estratégias adaptativas podem ser adotadas, de modo a aumentar o sucesso reprodutivo. Lagartos anoles, por exemplo, são conhecidos por produzirem ninhada de um único ovo, e apesar do conservadorismo da característica, estes lagartos adotam diversas estratégias,

como a produção acelerada de ovos, reprodução sequencial ou reprodução limitada a uma estação para garantir o sucesso reprodutivo (Andrews & Rand, 1974; Mesquita et al., 2015). O investimento na produção de ninhadas de maiores massas relativa também são algumas estratégias adotadas em lagartos de ninhada invariável. Devido à uma capacidade filogenética limitante na produção de ovos, muitos lagartos compensam essa limitação produzindo ovos maiores e com maior massa, que muitas vezes é acompanhada pelo tamanho corporal das fêmeas. Alguns estudos, inclusive, já relataram que a massa relativa da ninhada e o tamanho dos filhotes em lagartos de ninhada invariável é comparável à de lagartos de ninhada variável (Kratochvíl & Kubička, 2007; Meiri et al., 2015).

Um dos grupos de lagartos conhecidos por apresentarem ninhada fixa são os Gymnophthalmidae. Estes pequenos lagartos (entre 40 e 150 mm de comprimento rostro-cloacal) são distribuídos exclusivamente na região neotropical, abrangendo regiões que vão desde o sul do México até a Argentina, além de espécies que habitam ilhas do Caribe e da América Central (Presch, 1980). São uma das famílias de lagartos mais diversas dos neotrópicos, com diversos hábitos conhecidos, desde espécies terrestres, fossoriais, semiaquáticas ou semiarbóreas (Presch, 1980; Pianka & Vitt, 2003; Siedschlag et al., 2010; Souza et al., 2015). Atualmente são conhecidas 289 espécies, onde 98 são registradas para o Brasil (Costa & Bérnils, 2018; Uetz & Hošek, 2020), porém, recentemente, o gênero *Alopoglossus*, composto por 28 espécies, foi realocado em uma nova família, os Alopoglossidae, baseado em estudos moleculares (Goicoechea et al., 2016; Hernandez Morales et al., 2020).

Entender como funcionam os padrões de história de vida das espécies e suas formas de variação são essenciais para a evolução, uma vez que a mesma molda os padrões de crescimento e reprodução das espécies (Brandt & Navas, 2011). Além disso, compreender como as características evoluem nos ajuda a testar hipóteses sobre quais fatores afetam as características da história de vida. Por isso, nosso objetivo é utilizar métodos comparativos para testar quais e como as variáveis ambientais podem prever os padrões de história de vida em lagartos de ninhada invariável, utilizando um grupo de lagartos de ninhada fixa como modelo. Aqui, testamos as seguintes hipóteses: (1) O tamanho das fêmeas restringe a massa da ninhada. Predição: a massa relativa da ninhada acompanha o crescimento corporal das fêmeas. (2) As variáveis ambientais influenciam no investimento reprodutivo. Predição 1: ambientes mais imprevisíveis ou sazonais favorecem a produção de ninhadas múltiplas

durante a estação reprodutiva. Predição 2: ambientes com características climáticas e fitofisionômicas constantes proporcionam maiores massas de ninhada.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

Para o estudo, criamos um banco de dados com informações sobre a história de vida de 40 espécies de lagartos neotropicais, distribuídas em 76 populações. Esse banco de dados foi construído a partir de dados coletados pelos autores ao longo dos últimos 40 anos, e de forma complementar, a partir de dados disponíveis na literatura.

Os dados coletados pelos autores foram obtidos a partir de dissecação e análise direta das gônadas dos lagartos. Fêmeas foram consideradas reprodutivas quando apresentavam folículos vitelogênicos ou ovos no oviduto. Também, consideramos a presença simultânea de folículos vitelogênicos e ovos no oviduto como indicativo da produção de mais de uma ninhada por estação reprodutiva.

Para cada população, obtivemos as seguintes variáveis: massa da fêmea adulta (g), comprimento rostro-cloacal – CRC – da fêmea adulta (mm), CRC mínimo de maturidade sexual da fêmea (baseado no CRC da menor fêmea considerada reprodutiva), frequência da ninhada por ano (única ou múltipla) e massa relativa da ninhada – RCM – (volume total dos ovos dividido pela massa da fêmea adulta). Para as espécies que apresentavam dados de mais de uma população, obtivemos a média para cada variável, fornecendo um valor único de característica para cada espécie.

Em nosso banco de dados também foram adicionados dados relativos às características ambientais encontradas nos locais de captura de cada população. Obtivemos variáveis climáticas, de cobertura de solo e características do solo. Para as variáveis climáticas coletamos cinco variáveis: (1) temperatura anual média; (2) temperatura sazonal (desvio padrão x 100); (3) precipitação anual; (4) precipitação sazonal (coeficiente de variação) e (5) índice de aridez. As quatro primeiras variáveis foram geradas a partir do banco de dados do projeto WorldClim (Hijmans et al., 2005), utilizando a resolução espacial de 2,5 minutos. O índice de aridez foi estimado utilizando a seguinte fórmula (Tieleman et al., 2003):

$$Q = \frac{P}{(T_{max} + T_{min}) \times (T_{max} - T_{min})} \times 1000$$

onde P é a precipitação anual, T_{max} é a temperatura média do mês mais quente e T_{min} é a temperatura média do mês mais frio. As variáveis T_{max} e T_{min} foram extraídas do Atlas Mundial da Água e do Clima do Instituto Internacional de Gerenciamento de Água (disponível em <http://www.iwmi.cgiar.org/WAtlas/Default.aspx>). Para critérios de interpretação, valores mais baixos de Q correspondem a ambientes mais áridos.

Os dados de cobertura de solo foram coletados a partir do banco de dados *Global Land Cover Share* (GLS-SHARE) (Latham et al., 2014). O GLS-SHARE é um banco de dados de cobertura de solo composto por onze camadas, que representam a porcentagem de cobertura de densidade do solo, as quais são definidas como: (1) ambientes artificiais; (2) terra agrícola; (3) pastagem; (4) cobertura de árvores; (5) cobertura de arbustos; (6) vegetação herbácea; (7) manguezais; (8) vegetação esparsa; (9) solo nu; (10) neve e geleiras e (11) corpos d'água. As variáveis 1, 6, 7, 9 e 10 não foram utilizadas em nossas análises por não apresentarem valores em nossas populações de lagartos amostradas.

As características do solo foram obtidas a partir do banco de dados *SoilGrids 2.0* (disponível em <https://soilgrids.org/>). Para tal, foram coletadas três variáveis: (1) teor de areia; (2) teor de argila e (3) teor de silt, ambos no extrato do solo entre 0 e 5 cm.

Filogenia

Para a realização de estudos com análises de dados a nível de espécie, são necessários métodos comparativos filogenéticos, de modo a levar em consideração que as espécies possuem uma história evolutiva compartilhada. Dessa forma, adotamos a filogenia proposta por Tonini et al. (2016), calibrada no tempo e podada para incluir apenas as espécies representadas em nosso banco de dados. Em Tonini et al. (2016), a recente família Alopoglossidae, separada dos demais gimnoftalmídeos, é parafilética, devido à posição do gênero *Riolama* na árvore. Dessa forma, para manter o monofiletismo do grupo, incluímos o gênero *Alopoglossus* (clado Alopoglossidae) como subfamília de Gymnophthalmidae. Mesmo diante das divergências filogenéticas, ainda optamos utilizar a filogenia de Tonini et al. (2016) devido a sua boa amostragem de espécies.

Efeitos históricos e ambientais nas características de história de vida

Para testar o nível de dependência filogenética para cada variável de história de vida coletada, calculamos o sinal filogenético através da estatística K (Blomberg et al., 2003) utilizando a função *phylosig* do pacote *phytools*. Os valores de K expressam a força do sinal filogenético de uma árvore ou de um táxon, assumindo que a mesma segue o modelo de evolução por Movimento Browniano (*MB*). Valores próximos a 1 indicam que a característica segue um modelo de evolução neutra, seguido pelo Movimento Browniano, enquanto valores próximos a 0 indicam independência filogenética (Blomberg et al., 2003; Losos, 2008). Além disso, valores maiores que 1 indicam maior variância entre os clados, evidenciando força filogenética mais forte que o esperado sob *MB*, enquanto que valores menores que 1 indicam maior variância dentro dos clados, com força filogenética mais fraca que o esperado sob *MB* (Blomberg et al., 2003). Posteriormente, a significância do sinal filogenético (hipótese nula: $K = 0$) foi testado a partir de 1.000 randomizações de nomes de espécies na filogenia, dado por K .

Para testar a nossa primeira hipótese e avaliar a influência do tamanho corporal e da massa das fêmeas sobre a massa relativa da ninhada realizamos modelos de regressão, utilizando o modelo de mínimos quadrados ordinários (OLS) e o modelo de mínimos quadrados generalizados filogenéticos (PGLS). Para implementar os modelos de PGLS, foram construídas matrizes de covariância esperadas sob o Movimento Browniano (*MB*) realizadas no pacote *caper*. A utilização desse modelo permite correlacionar duas variáveis, dando importância a história evolutiva compartilhada pelas espécies do clado. Assim, esse modelo remove a influência da história evolutiva na análise comparada das características e fornece independência aos dados. Além disso, para testar a nossa segunda hipótese e avaliar os efeitos das variáveis ambientais sobre cada característica de história de vida, utilizamos os mesmos métodos descritos acima.

Todas as análises estatísticas foram realizadas usando o *software* R versão 4.0.3 para Windows utilizando um nível de significância de 0,05 para rejeitar a hipótese nula.

RESULTADOS

Reunimos dados de história de vida de 40 espécies de gimnoftalmídeos, distribuídos em diversos ambientes ao longo da região neotropical (Fig. 1). Exceto para a frequência da

ninhada, encontramos sinal filogenético significativo para todas as variáveis analisadas (Tabela 1). Os modelos de regressão filogenética evidenciaram relação significativa entre a massa da fêmea adulta, a frequência da ninhada e a massa relativa da ninhada com as variáveis ambientais, especialmente as variáveis climáticas (Tabelas 2, 3 e 4).

A massa da fêmea adulta esteve negativamente correlacionada com a temperatura média, sazonalidade na temperatura e a aridez, indicando que ambientes mais quentes, sazonais e áridos, como as savanas tropicais, tem favorecido fêmeas com menores massas corporais (Tabela 1, Fig. 2). Por outro lado, a massa relativa da ninhada esteve positivamente correlacionada com a precipitação e o teor de argila no solo, indicando que locais mais úmidos e argilosos, como as florestas tropicais, têm favorecido ninhadas com maiores massas (Tabelas 1 e 3, Fig. 2). A frequência da ninhada esteve negativamente correlacionada com a temperatura e positivamente correlacionada com áreas de maior porcentagem de pastagens ou campos de gramíneas, indicando possivelmente que em áreas mais frias, em pastagens, os gimnofthalmídeos tendem a produzir mais de uma ninhada por estação reprodutiva (Tabelas 1 e 2, Fig. 2).

Em relação aos efeitos do tamanho corporal das fêmeas sobre a massa da ninhada, não encontramos relação significativa do comprimento rostro-cloacal das fêmeas com a massa da ninhada (R^2 ajust. = 0,046; $F = 2,741$; $p = 0,107$) ou da massa das fêmeas com a massa relativa da ninhada (R^2 ajust. = -0,002; $F = 0,918$; $p = 0,345$) com os modelos PGLS, indicando que a massa da ninhada não acompanha o tamanho e a massa corporal das fêmeas. Os modelos OLS também não evidenciaram relação entre as variáveis, seja entre CRC das fêmeas e a massa da ninhada (R^2 ajust. = 0,048; $F = 2,802$; $p = 0,103$) ou massa das fêmeas e a massa da ninhada (R^2 ajust. = -0,014; $F = 0,492$; $p = 0,487$).

DISCUSSÃO

Apesar de serem um grupo de lagartos conhecidos por sua alta diversificação, seja pela variedade de ambientes utilizados, pelos vários hábitos adotados ou ainda pelas altas taxas de diversificação de algumas linhagens, parte das características biológicas dos lagartos da família Gymnophthalmidae são conservadas filogeneticamente, como as características de história de vida analisadas nesse estudo ou alguns de seus padrões tróficos (Capítulo 2), muito embora algumas características também sofram influências do meio ambiente. Aqui, encontramos sinal filogenético em praticamente todas as variáveis de

história de vida analisadas (exceto a frequência da ninhada). Apesar de não terem como foco as características da família Gymnophthalmidae, outros estudos já sugeriram a forte influência filogenética e evolutiva no grupo (Vitt et al., 2003; Vitt & Pianka, 2005).

Gymnophthalmidae é uma família de lagartos relativamente recente, com sua diversificação ocorrendo também recentemente (Capítulo 1). Quando consideramos um modelo de evolução por Movimento Browniano, que parte da premissa que clados com menores tempos de divergência são mais similares entre si que clados mais antigos, devido à influência das características ancestrais, é esperado que boa parte das características biológicas dos gimnoftalmídeos sejam similares e moldadas pela história evolutiva (Blomberg et al., 2003). Essa similaridade seria devido a uma influência filogenética do grupo, conforme já sugerida por outros autores (Barros et al., 2011; Garda et al., 2014; Oliveira et al., 2018; Silva-Neta et al., 2019).

A característica de história de vida mais conservada e conhecida desse grupo é sua ninhada fixa de dois ovos. Para lagartos que apresentam esse padrão invariável, é comum a compensação reprodutiva, produzindo ninhadas com maiores massas ou produzindo muitas ninhadas ao longo do ano ou da estação reprodutiva (Kratochvíl & Kubička, 2007; Losos, 2009; Meiri et al., 2012; Mesquita et al., 2016b). A massa relativa da ninhada normalmente está associada ao tamanho corporal das fêmeas, acompanhando o seu crescimento positivamente (Kratochvíl & Kubička, 2007), porém, em nosso estudo não encontramos associação entre a massa da ninhada com o tamanho corporal ou a massa das fêmeas. Quando analisamos os valores de RCM para cada espécie, observamos que são bastante similares, tendo uma média de $0,148 \pm 0,065$, e o aumento da massa relativa da ninhada não está necessariamente acompanhando o crescimento corporal das genitoras. Um exemplo disso são espécies com altos valores de CRC e baixos valores de RCM, como *Bachia dorbignyi* (CRC = 67,00; RCM = 0,072), *Bachia bicolor* (CRC = 61,98; RCM = 0,076) e *Nothobachia ablephara* (CRC = 55,47; RCM = 0,069); ou ainda espécies pequenas com valores altos de RCM, como *Vanzosaura savanicola* (CRC = 32,02; RCM = 0,196), *Gymnophthalmus underwoodi* (CRC = 34,01; RCM = 0,192) ou *Vanzosaura rubricauda* (CRC = 32,81; RCM = 0,184). Aparentemente, o investimento na massa relativa da ninhada por cada espécie possui outros fatores associados, sejam biológicos, ambientais ou até históricos de cada linhagem de Gymnophthalmidae. Apesar de não ser um padrão comum, relatado para lagartos, alguns estudos já reportaram padrão semelhante em outros lagartos de ninhada fixa, como geckos da família Eublepharidae (Kratochvíl & Frynta, 2006).

A produção múltipla de ninhadas em nosso estudo esteve negativamente correlacionada à temperatura e positivamente relacionada à porcentagem de pastagens ou campos no ambiente, indicando possivelmente que entre os lagartos gimnoftalmídeos, ambientes com características similares às pradarias favorecem a produção de múltiplas ninhadas por estação reprodutiva. Esse padrão é completamente diferente do encontrado em vários outros grupos de lagartos. De maneira geral, os estudos com história de vida de lagartos têm mostrado uma relação positiva entre a frequência da ninhada e a temperatura, presumindo que locais mais quentes favorecem as ninhadas múltiplas e locais mais frios e sazonais proporcionam a produção de ninhadas com menor frequência (Huang & Pike, 2011; Meiri et al., 2012; Mesquita et al., 2016b).

A família Gymnophthalmidae tem origem datada para os Andes e sua diversificação é influenciada por temperaturas menores, então esses lagartos poderiam se beneficiar ou aumentar sua aptidão em locais mais frios (Torres-Carvajal et al., 2016; ver também resultados do capítulo 1). Por outro lado, a frequência da ninhada é uma característica que pode sofrer viés amostral, e conseqüentemente influenciar os resultados do nosso estudo. Em praticamente todos os estudos com reprodução de répteis Squamata, a frequência da ninhada (única ou múltipla) é definida pelo encontro simultâneo entre ovos e folículos vitelogênicos no corpo das fêmeas, caso contrário, a espécie é definida como tendo ninhada única. Devido à dificuldade de se obter uma boa amostragem de dados reprodutivos em lagartos crípticos, como os gimnoftalmídeos, e a sua escassa informação na literatura, a probabilidade de considerarmos uma espécie de ninhada múltipla como tendo ninhada única é elevada. Ainda assim, a frequência da ninhada parece apresentar variação dentro de uma mesma população ou entre populações (Mesquita & Colli, 2003b; Mesquita et al., 2016b; Oliveira et al., 2018).

Além da frequência da ninhada, nossos modelos de regressão filogenética também mostraram uma influência das características ambientais com a massa da fêmea adulta e a massa relativa da ninhada. Nossos modelos filogenéticos mostraram que a massa das fêmeas esteve negativamente correlacionada com a temperatura, sazonalidade e aridez, sugerindo que ambientes como o Cerrado, que apresentam temperaturas e aridez elevadas, além de um grau de sazonalidade, quando comparadas às florestas tropicais, proporcionam fêmeas com menores massas. A ocorrência de fêmeas mais leves nesses ambientes mais instáveis pode sugerir que as espécies desses locais suprimem o investimento energético na massa das fêmeas, possivelmente devido ao maior investimento em outras funções, uma vez que muitas

espécies podem reduzir o investimento a uma característica biológica em função do investimento maior em outras (Stearns, 1992). E sabe-se também que uma fração de gimnoftalmídeos, especialmente de ambientes secos, se reproduzem na estação chuvosa, já que esta apresenta melhores condições para a incubação de ovos e sobrevivência de juvenis, como *Anotosaura vanzolinia*, *Calyptommatus leiolepis*, *Colobosauroides cearensis*, *Dryadosaura nordestina*, *Nothobachia ablephara* ou *Procellosaurinus tetradactylus* (Garda et al., 2014; Ramiro et al., 2017; Oliveira et al., 2018; Silva-Neta et al., 2019).

As condições ambientais mais propícias a esses animais, proporcionada pela estação chuvosa, ao seu ciclo reprodutivo pode ser corroborada com os resultados dos nossos modelos de regressão filogenética com relação à massa relativa da ninhada. Ao contrário do que encontramos relativo à massa da fêmea, a massa relativa da ninhada parece se favorecer com o aumento da precipitação e em locais mais argilosos, semelhante às florestas tropicais. Muitas espécies de lagartos, não apenas gimnoftalmídeos, se aproveitam dos aumentos na precipitação para incrementarem seu investimento reprodutivo, seja com ninhadas maiores, de maiores massas ou investindo no número de ninhadas produzidas (Radder & Shine, 2007; Huang & Pike, 2011; Mesquita et al., 2016b). A alta precipitação e a umidade da estação chuvosa muitas vezes são fatores regulatórios no ciclo reprodutivo de lagartos, que geralmente estão relacionados à grande abundância de presas da estação ou à criação de condições mais adequadas para deposição de ovos e desenvolvimento do embrião, além de reduzir os riscos de dessecação dos ovos (Andrews & Sexton, 1981; Overall, 1994; Van Sluys, 1995). De maneira geral, os lagartos gimnoftalmídeos possuem características de história de vida fortemente ligadas à sua história evolutiva, muito embora algumas características também sejam moldadas por fatores ambientais, especialmente a temperatura e a precipitação.

REFERÊNCIAS

- Abensperg-Traun, M. A. X. (1994). The influence of climate on patterns of termite eating in Australian mammals and lizards. *Australian Journal of Ecology* **19**, 65-71.
- Albuquerque, R. L., Protázio, A. S., Cavalcanti, L. B. Q., Lopez, L. C. S. & Mesquita, D. O. (2018). Geographical ecology of *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) and *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) in a Neotropical region: a comparison among Atlantic Forest, Caatinga, and coastal populations. *Journal of Herpetology* **52**, 145-155.
- Amorim, M. E., Schoener, T. W., Santoro, G. R. C. C., Lins, A. C. R., Piovia-Scott, J. & Brandão, R. A. (2017). Lizards on newly created islands independently and rapidly adapt in morphology and diet. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **114**, 8812-8816.
- Anaya-Rojas, J. M., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramírez-Pinilla, M. P. (2010). Diet, microhabitat use, and thermal preferences of *Ptychoglossus bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in an organic coffee shade plantation in Colombia. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* **50**, 159-166.
- Andrews, R. & Rand, A. S. (1974). Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* **55**, 1317-1327.
- Andrews, R. M. & Sexton, O. J. (1981). Water relations of the eggs of *Anolis auratus* and *Anolis limifrons*. *Ecology* **62**, 556-562.
- Arbuckle, K. & Speed, M. P. (2015). Antipredator defenses predict diversification rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**, 13597-13602.
- Ashton, K. G. (2005). Life History of a Fossorial Lizard, *Neoseps reynoldsi*. *Journal of Herpetology* **39**, 389-395.
- Balestrin, R. L., Cappellari, L. H. & Outeiral, A. B. (2010). Reproductive biology of *Cercosaura schreibersii* (Squamata, Gymnophthalmidae) and *Cnemidophorus lacertoides* (Squamata, Teiidae) in Sul-Riograndense Shield, Brazil. *Biota Neotropica* **10**, 131-139.
- Ballinger, R. E. (1983). Life-history variations. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*, Huey, R. B., Pianka, E. R. and Schoener, T. W. (Eds). Harvard University Press: Cambridge, pp. 241-260.

- Barros, F. C., Herrel, A. & Kohlsdorf, T. (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.
- Bars-Closel, M., Kohlsdorf, T., Moen, D. S. & Wiens, J. J. (2017). Diversification rates are more strongly related to microhabitat than climate in squamate reptiles (lizards and snakes). *Evolution* **71**, 2243-2261.
- Bennett, A. F. & Dawson, W. R. (1976). Metabolism. In: *The Biology of Reptilia*, Gans, C. and Dawson, W. R. (Eds). Academic Press: New York, pp. 127-223.
- Blomberg, S. P., Garland, T. & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* **57**, 717-745.
- Blueweiss, L., Fox, H., Kudzma, V., Nakashima, D., Peters, R. & Sams, S. (1978). Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia* **37**, 257-272.
- Boulenger, G. A. (1885). *Catalogue of the lizards in the British Museum*. edition. Trustees: London. 497 p.
- Brandt, R. & Navas, C. A. (2011). Life-History Evolution on Tropicidurinae Lizards: Influence of Lineage, Body Size and Climate. *Plos One* **6**,
- Brown, G. P. & Shine, R. (2006). Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypotheses on an Australian snake. *Ecology* **87**, 133-143.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. edition. The University of Chicago Press: Chicago. 270p.
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* **41**, 8-22.
- Buckley, L. B. & Roughgarden, J. (2006). Climate, competition, and the coexistence of island lizards. *Functional Ecology* **20**, 315-322.
- Camacho, A., Pavão, R., Moreira, C. N., Pinto, A. C. B. C. F., Navas, C. A. & Rodrigues, M. T. (2014). Interaction of morphology, thermal physiology and burrowing performance during the evolution of fossoriality in Gymnophthalmini lizards. *Functional Ecology* **29**, 515-521.
- Carvalho, A. L. G., Silva, H. R., Araújo, A. F. B., Alves-Silva, R. & Silva-Leite, R. R. (2007). Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* **24**, 222-227.

- Castoe, T. A., Doan, T. M. & Parkinson, C. L. (2004). Data partitions and complex models in Bayesian analysis: The phylogeny of Gymnophthalmid lizards. *Systematic Biology* **53**, 448-469.
- Chang, J., Rabosky, D. L. & Alfaro, M. E. (2020). Estimating Diversification Rates on Incompletely Sampled Phylogenies: Theoretical Concerns and Practical Solutions. *Systematic Biology* **69**, 602-611.
- Chavez, G. & Chavez-Arribasplata, J. C. (2016). Distribution and natural history notes on the Peruvian lizard *Proctoporus laudahnae* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Phyllomedusa* **15**, 147-154.
- Chavez, G., Catenazzi, A. & Venegas, P. J. (2017). A new species of arboreal microteiid lizard of the genus *Euspondylus* (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae) from the Andean slopes of central Peru with comments on Peruvian *Euspondylus*. *Zootaxa* **4350**, 301-316.
- Collar, D. C., O'Meara, B. C., Wainwright, P. C. & Near, T. J. (2009). Piscivory limits diversification of feeding morphology in centrarchid fishes. *Evolution* **63**, 1557-1573.
- Collar, D. C., Schulte, J. A., O'Meara, B. C. & Losos, J. B. (2010). Habitat use affects morphological diversification in dragon lizards. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 1033-1049.
- Colles, A., Liow, L. H. & Prinzing, A. (2009). Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters* **12**, 849-863.
- Colli, G. R., Zatz, M. G. & Cunha, H. J. (1998). Notes on the ecology and geographical distribution of the rare gymnophthalmid lizard *Bachia bresslaui*. *Herpetologica* **54**, 169-174.
- Costa, H. C. & Bérnils, R. S. (2018). Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. *Herpetologia Brasileira* **8**, 11-57.
- Cyriac, V. P. & Kodandaramaiah, U. (2018). Digging their own macroevolutionary grave: fossoriality as an evolutionary dead end in snakes. *Journal of Evolutionary Biology* **31**, 587-598.
- Dal Vechio, F., Recoder, R., Zaher, H. & Rodrigues, M. T. (2014). Natural history of *Micrablepharus maximiliani* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Cerrado region of northeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)* **31**, 114-118.
- Day, E. H., Hua, X. & Bromham, L. (2016). Is specialization an evolutionary dead end? Testing for differences in speciation, extinction and trait transition rates across diverse

- phylogenies of specialists and generalists. *Journal of Evolutionary Biology* **29**, 1257-1267.
- Diniz-Filho, J. A. F. (2000). *Métodos filogenéticos comparativos*. edition. Holos: Ribeirão Preto. 120p.
- Doan, T. M. (2003). A south-to-north biogeographic hypothesis for Andean speciation: evidence from the lizard genus *Proctoporus* (Reptilia, Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* **30**, 361-374.
- Doan, T. M. (2008). Dietary Variation within the Andean Lizard Clade *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology* **42**, 16-21.
- Doan, T. M. & Castoe, T. A. (2003). Using morphological and molecular evidence to infer species boundaries within *Proctoporus bolivianus werner* (Squamata : Gymnophthalmidae). *Herpetologica* **59**, 432-449.
- Doan, T. M. & Castoe, T. A. (2005). Phylogenetic taxonomy of the Cercosaurini (Squamata: Gymnophthalmidae), with new genera for species of *Neusticurus* and *Proctoporus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* **143**, 405-416.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**, 1-20.
- Du, W., Ji, X. & Shine, R. (2005). Does body-volume constrain reproductive output in lizards? *Biology Letters* **1**, 98-100.
- Dunham, A. E. & Miles, D. B. (1985). Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist* **126**, 231-257.
- Dunham, A. E., Miles, D. B. & Reznick, D. N. (1988). Life history patterns in Squamate Reptiles. In: *Biology of the Reptilia, vol 16, Ecology B, Defense and Life History*, Gans, C. and Huey, R. B. (Eds). Alan R. Liss, Inc.: New York, pp. 441-522.
- Esquerré, D., Brennan, I. G., Catullo, R. A., Torres-Pérez, F. & Keogh, J. S. (2019). How mountains shape biodiversity: The role of the Andes in biogeography, diversification, and reproductive biology in South America's most species-rich lizard radiation (Squamata: Liolaemidae). *Evolution* **73**, 214-230.
- Fitch, H. S. (1970). *Reproductive cycles of lizards and snakes*. edition. University of Kansas, Museum of Natural History: 247p.
- Fitch, H. S. (1985). *Variation in clutch and litter size in New World reptiles*. edition. University of Kansas: Lawrence.

- FitzJohn, R. G. (2010). Quantitative Traits and Diversification. *Systematic Biology* **59**, 619-633.
- FitzJohn, R. G. (2012). Diversitree: comparative phylogenetic analyses of diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 1084-1092.
- Frydlova, P. & Frynta, D. (2015). Strong support for Rensch's rule in an American clade of lizards (Teiidae and Gymnophthalmidae) and a paradox of the largest tejus. *Science of Nature* **102**, 1-11.
- Gans, C. (1975). Tetrapod Limblessness: Evolution and Functional Corollaries. *American Zoologist* **15**, 455-467.
- Garda, A. A., Medeiros, P. H. S., Lion, M. B., Brito, M. R. M., Vieira, G. H. C. & Mesquita, D. O. (2014). Autoecology of *Dryadosaura nordestina* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Atlantic forest fragments in Northeastern Brazil. *Zoologia* **31**, 418-425.
- Garland Jr, T. & Losos, J. B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, Wainwright, P. C. and Reilly, S. M. (Eds). University of Chicago Press: Chicago, pp. 240-302.
- Goicoechea, N., Frost, D. R., De la Riva, I., Pellegrino, K. C. M., Sites, J., Jr., Rodrigues, M. T. & Padial, J. M. (2016). Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics* **32**, 624-671.
- Gómez-Rodríguez, C., Baselga, A. & Wiens, J. J. (2015). Is diversification rate related to climatic niche width? *Global Ecology and Biogeography* **24**, 383-395.
- Grafen, A. & Hamilton, W. D. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* **326**, 119-157.
- Gregory, W. K. (1913). Convergence and applied phenomena in the mammalia. *Report of the British Association for the Advancement of Science* **IV**, 525-526.
- Grizante, M. B., Brandt, R. & Kohlsdorf, T. (2012). Evolution of Body Elongation in Gymnophthalmid Lizards: Relationships with Climate. *Plos One* **7**, e49772.
- Hawkins, B. A. (2004). Are we making progress toward understanding the global diversity gradient? *Basic and Applied Ecology* **5**, 1-3.
- Hernandez Morales, C., Sturaro, M. J., Nunes, P. M. S., Lotzkat, S. & Peloso, P. L. V. (2020). A species-level total evidence phylogeny of the microteiid lizard family Alopoglossidae (Squamata: Gymnophthalmoidea). *Cladistics* **36**, 301-321.

- Herrel, A., Van Damme, R., Vanhooydonck, B., Zaaf, A. & Aerts, P. (2000). Lizard Locomotion: How Morphology Meets Ecology. *Netherlands Journal of Zoology* **50**, 261-277.
- Herrel, A., Schaerlaeken, V., Meyers, J. J., Metzger, K. A. & Ross, C. F. (2007). The evolution of cranial design and performance in squamates: Consequences of skull-bone reduction on feeding behavior. *Integrative and Comparative Biology* **47**, 107-117.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**, 1965-1978.
- Hofmann, G. E. & Todgham, A. E. (2010). Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annu Rev Physiol* **72**, 127-145.
- Huang, W.-S. & Pike, D. A. (2011). Climate change impacts on fitness depend on nesting habitat in lizards. *Functional Ecology* **25**, 1125-1136.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *The Biology of Reptilia*, Gans, C. and Pough, F. H. (Eds). Academic Press: New York, pp. 25-91.
- Huey, R. B. & Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* **62**, 991-999.
- Inchausti, P. (1994). Reductionist Approaches in Community Ecology. *The American Naturalist* **143**, 201-221.
- Irschick, D. J. & Losos, J. B. (1999). Do Lizards Avoid Habitats in Which Performance Is Submaximal? The Relationship between Sprinting Capabilities and Structural Habitat Use in Caribbean Anoles. *The American Naturalist* **154**, 293-305.
- Irschick, D. J. & Garland, T. (2001). Integrating Function and Ecology in Studies of Adaptation: Investigations of Locomotor Capacity as a Model System. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**, 367-396.
- Jombart, T. & Dray, S. (2011). adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method.
- Jombart, T., Pavoine, S., Devillard, S. & Pontier, D. (2010). Putting phylogeny into the analysis of biological traits: A methodological approach. *Journal of Theoretical Biology* **264**, 693-701.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157-164.
- Klopfer, P. H. & MacArthur, R. H. (1961). On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *American Naturalist* **95**, 223-226.

- Kohlsdorf, T., James, R. S., Carvalho, J. E., Wilson, R. S., Dal Pai-Silva, M. & Navas, C. A. (2004). Locomotor performance of closely related *Tropidurus* species: relationships with physiological parameters and ecological divergence. *Journal of Experimental Biology* **207**, 1183-1192.
- Kolodiuk, M. F., Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2009). The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia* **26**, 581-585.
- Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters* **13**, 1378-1389.
- Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2016). Testing the Relationships between Diversification, Species Richness, and Trait Evolution. *Systematic Biology* **65**, 975-988.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. (2006). Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* **88**, 527-532.
- Kratochvíl, L. & Kubička, L. (2007). Why Reduce Clutch Size to One or Two Eggs? Reproductive Allometries Reveal Different Evolutionary Causes of Invariant Clutch Size in Lizards. *Functional Ecology* **21**, 171-177.
- Laguna, M. M., Rodrigues, M. T., Santos, R. M. L., Yonenaga-Yassuda, Y., Ávila-Pires, T. C. S., Hoogmoed, M. S. & Pellegrino, K. C. M. (2010). Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferreirai* from the lower Rio Negro, Amazonian Brazil. *Journal of Herpetology* **44**, 153-157.
- Latham, J., Cumani, R., Rosati, I. & Bloise, M. (2014). Global Land Cover Share. From <http://fao.org/geonetwork/srv/>.
- Lee, M. S. Y., Skinner, A. & Camacho, A. (2013). The relationship between limb reduction, body elongation and geographical range in lizards (*Lerista*, Scincidae). *Journal of Biogeography* **40**, 1290-1297.
- Lehr, E., Moravec, J., Lundberg, M., Kohler, G., Catenazzi, A. & Smid, J. (2019). A new genus and species of arboreal lizard (Gymnophthalmidae: Cercosaurinae) from the eastern Andes of Peru. *Salamandra* **55**, 1-13.

- Lenihan, H. S., Holbrook, S. J., Schmitt, R. J. & Brooks, A. J. (2011). Influence of corallivory, competition, and habitat structure on coral community shifts. *Ecology* **92**, 1959-1971.
- Losos, J. B. (1990). Ecomorphology, Performance Capability, and Scaling of West Indian Anolis Lizards: An Evolutionary Analysis. *Ecological Monographs* **60**, 369-388.
- 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. (2009). *Lizards in an Evolutionary Tree Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. 1 edition. University of California Press:
- Maia, T., Almeida-Gomes, M., Siqueira, C. C., Vrcibradic, D., Kiefer, M. C. & Rocha, C. F. D. (2011). Diet of the lizard *Eublepharis macularius* (Gymnophthalmidae) in Atlantic Rainforest, state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia* **28**, 587-592.
- Marques-Souza, S., Pellegrino, K. C. M., Brunes, T. O., Carnaval, A. C., Damasceno, R. P., Borges, M. L. D., Gallardo, C. C. & Rodrigues, M. T. (2020). Hidden in the DNA: How multiple historical processes and natural history traits shaped patterns of cryptic diversity in an Amazon leaf-litter lizard *Loxopholis osvaldoi* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Journal of Biogeography* **47**, 501-515.
- Marques-Souza, S., Prates, I., Fouquet, A., Camacho, A., Kok, P. J. R., Nunes, P. M. S., Dal Vechio, F., Recoder, R. S., Mejia, N., Teixeira Junior, M., Barrio-Amorós, C., Cassimiro, J., Dias Lima, J., Aurélio de Sena, M. & Rodrigues, M. T. (2018). Reconquering the water: Evolution and systematics of South and Central American aquatic lizards (Gymnophthalmidae). *Zoologica Scripta* **47**, 255-265.
- McPeck, M. A. (1996). Linking Local Species Interactions to Rates of Speciation in Communities. *Ecology* **77**, 1355-1366.
- Meiri, S., Brown, J. H. & Sibly, R. M. (2012). The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography* **21**, 592-602.
- Meiri, S., Feldman, A. & Kratochvíl, L. (2015). Squamate hatchling size and the evolutionary causes of negative offspring size allometry. *Journal of Evolutionary Biology* **28**, 438-446.
- Meiri, S., Bauer, A. M., Chirio, L., Colli, G. R., Das, I., Doan, T. M., Feldman, A., Herrera, F. C., Novosolov, M., Pafilis, P., Pincheira-Donoso, D., Powney, G., Torres-Carvajal, O., Uetz, P. & Van Damme, R. (2013). Are lizards feeling the heat? A tale of

- ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecology and Biogeography* **22**, 834-845.
- Meiri, S., Avila, L., Bauer, A. M., Chapple, D. G., Das, I., Doan, T. M., Doughty, P., Ellis, R., Grismer, L., Kraus, F., Morando, M., Oliver, P., Pincheira-Donoso, D., Ribeiro-Junior, M. A., Shea, G., Torres-Carvajal, O., Slavenko, A. & Roll, U. (2020). The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *Global Ecology and Biogeography* **29**, 1515-1530.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2003a). The Ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* **37**, 498-509.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2003b). Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia* 285-298.
- Mesquita, D. O. & Colli, G. R. (2010). Life history patterns in South American tropical lizards. In: *Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución*, Gallegos, O. H., Cruz, F. R. M. and Sánchez, J. F. M. (Eds). Universidad Autónoma del Estado de México: México, pp. 45-71.
- Mesquita, D. O., Faria, R. G., Colli, G. R., Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2016a). Lizard life-history strategies. *Austral Ecology* **41**, 1-5.
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Colli, G. R., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2016b). Life-History Patterns of Lizards of the World. *American Naturalist* **187**, 689-705.
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Figueredo, A. S., Franca, F. G., Garda, A. A., Bello Soares, A. H., Tavares-Bastos, L., Vasconcellos, M. M., Vieira, G. H. & Vitt, L. J. (2015). The autecology of *Anolis brasiliensis* (Squamata, Dactyloidae) in a Neotropical savanna. *The Herpetological Journal* **25**, 233-244.
- Miranda, J. P. & Andrade, G. V. (2003). Seasonality in Diet, Perch Use, and Reproduction of the Gecko *Gonatodes humeralis* from Eastern Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology* **37**, 433-438.
- Morinaga, G. & Bergmann, P. J. (2020). Evolution of fossorial locomotion in the transition from tetrapod to snake-like in lizards. *Proceedings of the Royal Society B* **287**, 20200192.
- Murphy, J. C., Salvi, D., Santos, J. L., Braswell, A. L., Charles, S. P., Borzee, A. & Jowers, M. J. (2019). The reduced limbed lizards of the genus *Bachia* (Reptilia,

- Squamata, Gymnophthalmidae); biogeography, cryptic diversity, and morphological convergence in the eastern Caribbean. *Organisms Diversity & Evolution* **19**, 321-340.
- Myers, J. A. & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters* **12**, 1250-1260.
- Nunes, P. M. S., Fouquet, A., Curcio, F. F., Kok, P. J. R. & Rodrigues, M. T. (2012). Cryptic species in *Iphisa elegans* Gray, 1851 (Squamata: Gymnophthalmidae) revealed by hemipenial morphology and molecular data. *Zoological Journal of the Linnean Society* **166**, 361-376.
- Olave, M., Avila, L. J., Sites, J. W. & Morando, M. (2020). How important is it to consider lineage diversification heterogeneity in macroevolutionary studies? Lessons from the lizard family Liolaemidae. *Journal of Biogeography* **47**, 1286-1297.
- Oliveira, B. H. S. & Pessanha, A. L. M. (2013). Microhabitat use and diet of *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area, Brazil. *Biota Neotropica* **13**, 193-198.
- Oliveira, B. H. S., Queiroz, R. N. M., Cavalcanti, L. B. Q. & Mesquita, D. O. (2018). Autecology of neotropical lizard species *Anotosaura vanzolinia* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a Caatinga region, north-eastern Brazil. *Herpetological Journal* **28**, 19-26.
- Osborn, H. F. (1917). Heritage and habitus. *Science* **45**, 660-661.
- Overall, K. L. (1994). Lizard egg environments. In: *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*, Vitt, L. J. and Pianka, E. R. (Eds). Princeton University Press: Princeton, pp. 403.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites, J. W. (2001). A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* **74**, 315-338.
- Pellegrino, K. C. M., Rodrigues, M. T., James Harris, D., Yonenaga-Yassuda, Y. & Sites, J. W. (2011). Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**, 446-459.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**, 53-74.

- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **71**, 2141-2145.
- Pianka, E. R. & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity*. edition. University of California Press: 333p.
- Pie, M. R., Campos, L. L. F., Meyer, A. L. S. & Duran, A. (2017). The evolution of climatic niches in squamate reptiles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **284**, 10.
- Presch, W. (1980). Evolutionary history of the South-American Microteiid lizards (Teiidae, Gymnophthalminae). *Copeia* 36-56.
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A. & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews* **90**, 1248-1262.
- Rabosky, D. L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S. A., Sidlauskas, B., Chang, J. & Alfaro, M. E. (2013). Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications* **4**, 1958.
- Rabosky, D. L., Grudler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J. J., Brown, J. W., Huang, H. & Larson, J. G. (2014). BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution* **5**, 701-707.
- Radder, R. S. & Shine, R. (2007). Why do female lizards lay their eggs in communal nests? *Journal of Animal Ecology* **76**, 881-887.
- Ramiro, C. N., Junior, M. T. & Rodrigues, M. T. (2017). Reproductive Biology of Three Sympatric Species of Gymnophthalmid Lizards from the Sand Dunes of the Middle São Francisco River, Bahia, Brazil. *South American Journal of Herpetology* **12**, 76-88.
- Ramos-Pallares, E., Anaya-Rojas, J. M., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramírez-Pinilla, M. P. (2015). Feeding and Reproductive Ecology of *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in Urban Ecosystems from Colombia. *Journal of Herpetology* **49**, 108-117.
- Recoder, R. S., Ribeiro, M. C. & Rodrigues, M. T. (2013). Spatial Variation in Morphometry in *Vanzosaura rubricauda* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Open Habitats of South America and its Environmental Correlates. *South American Journal of Herpetology* **8**, 186-197.
- Ribeiro-Junior, M. A. & Amaral, S. (2017). Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. IV. Alopoglossidae, Gymnophthalmidae. *Zootaxa* **4269**, 151-196.

- Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2011). Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Iheringia Serie Zoologia* **101**, 225-232.
- Ribeiro, M. A., Silva, M. B. & Lima, J. D. (2016). A New Species of *Bachia* Gray 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Guiana Shield. *Herpetologica* **72**, 148-156.
- Ricklefs, R. & Relyea, R. (2016). *A Economia da Natureza*. 7 edition. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro.
- Ricklefs, R. E. (2012). Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 14482-14487.
- Rivas, G. A., Nunes, P. M. S., Dixon, J. R., Schargel, W. E., Caicedo, J. R., Barros, T. R., Camargo, E. G. & Barrio-Amorós, C. L. (2012). Taxonomy, Hemipenial Morphology, and Natural History of Two Poorly Known Species of *Anadia* (Gymnophthalmidae) from Northern South America. *Journal of Herpetology* **46**, 33-40.
- Roberto, I. J. & Albano, C. (2012). Aspects of the clutch size and oviposition period of *Leposoma baturitensis* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetology Notes* **5**, 445-446.
- Rodrigues, M. T. (1984). *Nothobachia ablephara*: Novo gênero e espécie do nordeste do Brasil (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **35**, 361-366.
- Rodrigues, M. T. (1991). Herpetofauna das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. I. Introdução à área e descrição de um novo gênero de microteiídeos (*Calyptommatius*) com notas sobre sua ecologia, distribuição e especiação (Sauria, Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **37**, 285-320.
- Rodrigues, M. T. (1996). Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* **30**, 513-523.
- Rodrigues, M. T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: *Ecologia e Conservação da Caatinga*, Leal, I. M. C. (Eds). Editora Universitária da UFPE: Recife, pp. 181-231.
- Rodrigues, M. T. & Santos, E. M. (2008). A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). *Zootaxa* **1873**, 50-60.

- Rolland, J., Condamine, F. L., Jiguet, F. & Morlon, H. (2014). Faster speciation and reduced extinction in the tropics contribute to the Mammalian latitudinal diversity gradient. *PLoS biology* **12**, e1001775-e1001775.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2010). Comparative cranial osteology of fossorial lizards from the tribe Gymnophthalmini (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Morphology* **271**, 1352-1365.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2012). Skeletal development in the fossorial gymnophthalmids *Calyptommatus sinebrachiatus* and *Nothobachia ablephara*. *Zoology* **115**, 289-301.
- Roscito, J. G. & Rodrigues, M. T. (2013). A comparative analysis of the post-cranial skeleton of fossorial and non-fossorial gymnophthalmid lizards. *Journal of Morphology* **274**, 845-858.
- Roscito, J. G., Nunes, P. M. & Rodrigues, M. T. (2014). Digit evolution in gymnophthalmid lizards. *Int J Dev Biol* **58**, 895-908.
- Sanchez-Pacheco, S. J., Torres-Carvajal, O., Aguirre-Penafiel, V., Nunes, P. M. S., Verrastro, L., Rivas, G. A., Rodrigues, M. T., Grant, T. & Murphy, R. W. (2018). Phylogeny of *Riama* (Squamata: Gymnophthalmidae), impact of phenotypic evidence on molecular datasets, and the origin of the Sierra Nevada de Santa Marta endemic fauna. *Cladistics* **34**, 260-291.
- Santos, M. G., Nogueira, C., Giugliano, L. G. & Colli, G. R. (2014). Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography* **41**, 1506-1519.
- Santos, M. V. G., Macedo, I. G. S., Sousa, R. S., Gogliath, M. & Ribeiro, L. B. (2012). Diet of *Nothobachia ablephara* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area of the San Francisco Valley in northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **5**, 305-307.
- Schluter, D. & Pennell, M. W. (2017). Speciation gradients and the distribution of biodiversity. *Nature* **546**, 48-55.
- Schulte, J. A., Losos, J. B., Cruz, F. B. & Núñez, H. (2004). The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropicurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* **17**, 408-420.
- Shine, R. & Greer, A. E. (1991). Why are clutch sizes more variable in some species than in others? *Evolution* **45**, 1696-1706.

- Siedschlag, A. C., Benozzati, M. L., Passoni, J. C. & Rodrigues, M. T. (2010). Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calypotommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**, 622-630.
- Silva-Neta, A. F., Matias, C. S. L. & Avila, R. W. (2019). Autecology of the lizard *Colobosauroides cearensis* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Brazilian semiarid Caatinga. *Phyllomedusa* **18**, 209-223.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature* **163**, 688.
- Sites Jr., J. W., Reeder, T. W. & Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic Insights on Evolutionary Novelties in Lizards and Snakes: Sex, Birth, Bodies, Niches, and Venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**, 227-244.
- Sites, J. W., Reeder, T. W. & Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **42**, 227-244.
- Souza, S. M., Pellegrino, K. C. M., Nunes, P. M. S., Teixeira Junior, M., Gordo, M., Carvalho, V. T., Almeida, A., Oliveira, D. P., Frazão, L., Hrbek, T., Farias, I. P. & Rodrigues, M. T. (2015). On the Discovery of Bisexual Populations of the Parthenogenetic Lizard *Leposoma percarinatum* (Gymnophthalmidae), with Insights into the Origin of Parthenogenesis in *Leposoma*. *South American Journal of Herpetology* **10**, 121-131.
- Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology* **3**, 259-268.
- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. edition. Oxford University Press: Oxford.
- Teixeira Jr, M., Vechio, F. D., Nunes, P. M. S., Neto, A. M., Lobo, L. M., Storti, L. F., Gaiga, R. A. J., Dias, P. H. F. & Rodrigues, M. T. (2013). A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the western Brazilian Amazonia. *Zootaxa* **3636**, 401-420.
- Teixeira, M., Recoder, R. S., Camacho, A., Sena, M. A., Navas, C. A. & Rodrigues, M. T. (2013). A new species of *Bachia* Gray, 1845 (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Eastern Brazilian Cerrado, and data on its ecology, physiology and behavior. *Zootaxa* **3616**, 173-189.

- Teixeira, R. L. & Fonseca, F. R. (2003). Tópicos ecológicos de *Leposoma scincoides* (Sauria, Gymnophthalmidae) da região de Mata Atlântica de Santa Teresa, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Boletim do museu de biologia Mello Leitão* **15**, 17-28.
- Tieleman, B. I., Williams, J. B. & Bloomer, P. (2003). Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**, 207-214.
- Tinkle, D. W., Wilbur, H. H. & Tilley, S. G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* **24**, 55-74.
- Tonini, J. F. R., Ferreira, R. B. & Pyron, R. A. (2020). Specialized breeding in plants affects diversification trajectories in Neotropical frogs. *Evolution* **74**, 1815-1825.
- Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W. & Pyron, R. A. (2016). Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation* **204**, 23-31.
- Torres-Carvajal, O. & Mafla-Endara, P. (2013). Evolutionary history of Andean *Pholidobolus* and *Macropholidus* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**, 212-217.
- Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E. & Venegas, P. J. (2015). Phylogeny of Neotropical *Cercosaura* (Squamata: Gymnophthalmidae) lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **93**, 281-288.
- Torres-Carvajal, O., Lobos, S. E., Venegas, P. J., Chavez, G., Aguirre-Penafiel, V., Zurita, D. & Echevarria, L. Y. (2016). Phylogeny and biogeography of the most diverse clade of South American gymnophthalmid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae, Cercosaurinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **99**, 63-75.
- Uetz, P. & Hošek, J. (2020). The Reptile Database. From <http://www.reptile-database.org>.
- Vamosi, J. C., Armbruster, W. S. & Renner, S. S. (2014). Evolutionary ecology of specialization: insights from phylogenetic analysis. *Proceedings of the Royal Society B* **281**, 20142004.
- Van Sluys, M. (1995). Seasonal variation in prey choice by the lizard *Tropidurus itambere* Tropiduridae in southeastern Brazil. *Ciencia e Cultura* **47**, 61-65.
- Velasco, J. A., Martinez-Meyer, E., Flores-Villela, O., Garcia, A. E., Algar, A. C., Kohler, G. & Daza, J. M. (2016). Climatic niche attributes and diversification in Anolis lizards. *Journal of Biogeography* **43**, 134-144.
- Vitt, L. J. (1981). Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist* **117**, 506-514.

- Vitt, L. J. & Congdon, J. D. (1978). Body Shape, Reproductive Effort, and Relative Clutch Mass in Lizards: Resolution of a Paradox. *The American Naturalist* **112**, 595-608.
- Vitt, L. J. & Price, H. J. (1982). Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* **38**, 237-255.
- Vitt, L. J. & Colli, G. R. (1994). Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1986-2008.
- Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 7877-7881.
- Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. edition. Academic press: London.
- Vitt, L. J., Zani, P. A., Ávila-Pires, T. C. S. & Espósito, M. C. (1998). Geographical ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* in the Amazon rain forest. *Canadian Journal of Zoology* **76**, 1671-1680.
- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E. & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist* **162**, 44-60.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- Wiens, J. J. (2015). Faster diversification on land than sea helps explain global biodiversity patterns among habitats and animal phyla. *Ecology Letters* **18**, 1234-1241.
- Wiens, J. J. (2017). What explains patterns of biodiversity across the Tree of Life? *BioEssays* **39**, 1600128.
- Wiens, J. J. & Slingluff, J. L. (2001). How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in Anguid lizards. *Evolution* **55**, 2303-2318.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**, 519-539.
- Wiens, J. J., Brandley, M. C. & Reeder, T. W. (2006). Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in squamate reptiles. *Evolution* **60**, 123-141.
- Yoder, J. B., Clancey, E., Des Roches, S., Eastman, J. M., Gentry, L., Godsoe, W., Hagey, T. J., Jochimsen, D., Oswald, B. P., Robertson, J., Sarver, B. A. J., Schenk, J. J., Spear, S. F. & Harmon, L. J. (2010). Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology* **23**, 1581-1596.

Yovanovich, C. A. M., Pierotti, M. E. R., Rodrigues, M. T. & Grant, T. (2019). A dune with a view: the eyes of a neotropical fossorial lizard. *Frontiers in Zoology* **16**, 10.

Tabela 1. Sinal filogenético estimado para cada característica de história de vida em lagartos da família Gymnophthalmidae. Valores em negrito com “*” foram estatisticamente significativos.

| | Blomberg's K | p |
|------------------------|--------------|---------------|
| Adult female mass | 0.640 | 0.003* |
| Adult female SVL | 0.830 | 0.001* |
| Female SVL at maturity | 0.604 | 0.003* |
| Clutch frequency | 0.350 | 0.207 |
| Relative clutch mass | 0.483 | 0.021* |

Tabela 2. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) e regressões ordinárias (OLS) entre as características de história de vida e as variáveis climáticas dos habitats das espécies de Gymnophthalmidae amostradas nesse estudo. Valores em negrito foram estatisticamente significativos.

| | Temperature | | | Temperature seasonality | | | Precipitation | | | Precipitation seasonality | | | Aridity | | |
|------------------------|--------------------|--------|------------------|-------------------------|-------|--------------|--------------------|-------|--------------|---------------------------|-------|-------|--------------------|--------|------------------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | P | R ² aj. | F | p |
| Adult female mass | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.123 | 6.058 | 0.019 | 0.144 | 7.031 | 0.012 | 0.041 | 2.538 | 0.120 | 0.007 | 1.268 | 0.268 | 0.284 | 15.250 | <0.001 |
| PGLS | 0.099 | 4.977 | 0.032 | 0.114 | 5.620 | 0.023 | -0.019 | 0.339 | 0.564 | 0.022 | 1.826 | 0.185 | 0.122 | 5.989 | 0.020 |
| Adult female SVL | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | -0.025 | -0.025 | 0.732 | 0.009 | 1.319 | 0.259 | -0.027 | 0.039 | 0.844 | -0.008 | 0.705 | 0.407 | 0.004 | 1.134 | 0.294 |
| PGLS | -0.026 | 0.075 | 0.787 | -0.028 | 0.015 | 0.902 | 0.012 | 1.425 | 0.241 | 0.013 | 1.492 | 0.230 | -0.024 | 0.148 | 0.703 |
| Female SVL at maturity | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | -0.007 | 0.739 | 0.396 | -0.010 | 0.637 | 0.430 | -0.028 | 0.012 | 0.913 | -0.008 | 0.708 | 0.406 | -0.013 | 0.525 | 0.474 |
| PGLS | 0.030 | 2.094 | 0.157 | -0.023 | 0.198 | 0.659 | -0.004 | 0.867 | 0.358 | -0.029 | 0.002 | 0.967 | -0.021 | 0.246 | 0.623 |
| Clutch frequency | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.295 | 16.070 | <0.001 | -0.024 | 0.155 | 0.696 | 0.051 | 2.918 | 0.096 | 0.054 | 3.051 | 0.089 | -0.026 | 0.090 | 0.766 |
| PGLS | 0.295 | 16.070 | <0.001 | -0.024 | 0.155 | 0.696 | 0.051 | 2.918 | 0.096 | 0.054 | 3.051 | 0.089 | -0.026 | 0.090 | 0.766 |
| Relative clutch mass | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.020 | 1.721 | 0.198 | -0.009 | 0.679 | 0.416 | 0.027 | 2.018 | 0.164 | -0.025 | 0.113 | 0.738 | -0.028 | 0.007 | 0.936 |
| PGLS | 0.013 | 1.483 | 0.231 | -0.008 | 0.706 | 0.407 | 0.180 | 8.917 | 0.005 | -0.018 | 0.352 | 0.557 | -0.018 | 0.371 | 0.546 |

Tabela 3. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) e regressões ordinárias (OLS) entre as características de história de vida e a porcentagem da cobertura de solo dos habitats das espécies de Gymnophthalmidae amostradas nesse estudo. Valores em negrito foram estatisticamente significativos.

| | Cropland | | | Grassland | | | Tree covered | | | Shrubs covered | | | Sparse vegetation | | | Water bodies | | |
|------------------------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|-----------------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|--------------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|-------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p |
| Adult female mass | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.068 | 3.645 | 0.064 | -0.028 | 0.013 | 0.911 | -0.008 | 0.725 | 0.400 | 0.091 | 4.596 | 0.039 | -0.012 | 0.591 | 0.447 | -0.022 | 0.217 | 0.644 |
| PGLS | -0.029 | 0.002 | 0.969 | 0.005 | 1.167 | 0.287 | -0.022 | 0.227 | 0.637 | -0.014 | 0.520 | 0.476 | -0.028 | 0.007 | 0.933 | -0.026 | 0.081 | 0.777 |
| Adult female SVL | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | 0.013 | 1.479 | 0.232 | -0.016 | 0.450 | 0.507 | -0.027 | 0.047 | 0.830 | 0.033 | 2.210 | 0.146 | -0.020 | 0.287 | 0.595 | -0.028 | 0.006 | 0.937 |
| PGLS | -0.020 | 0.306 | 0.584 | -0.028 | 0.004 | 0.951 | 0.074 | 3.868 | 0.057 | -0.028 | 0.020 | 0.890 | 0.000 | 1.002 | 0.324 | 0.039 | 2.463 | 0.126 |
| Female SVL at maturity | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | -0.010 | 0.627 | 0.434 | -0.018 | 0.379 | 0.542 | -0.029 | 0.000 | 0.994 | -0.016 | 0.435 | 0.514 | -0.029 | 0.000 | 0.995 | -0.028 | 0.009 | 0.925 |
| PGLS | -0.029 | 0.002 | 0.966 | -0.026 | 0.078 | 0.781 | 0.021 | 1.759 | 0.193 | -0.027 | 0.043 | 0.838 | 0.008 | 1.288 | 0.264 | 0.005 | 1.195 | 0.282 |
| Clutch frequency | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | -0.018 | 0.363 | 0.551 | 0.312 | 17.33 | <0.01 | -0.007 | 0.752 | 0.392 | -0.025 | 0.138 | 0.713 | -0.018 | 0.363 | 0.551 | -0.016 | 0.436 | 0.513 |
| PGLS | -0.018 | 0.363 | 0.551 | 0.312 | 17.33 | <0.01 | -0.007 | 0.752 | 0.392 | -0.025 | 0.138 | 0.713 | -0.018 | 0.363 | 0.551 | -0.016 | 0.436 | 0.513 |
| Relative clutch mass | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| OLS | -0.016 | 0.434 | 0.515 | -0.019 | 0.324 | 0.573 | -0.017 | 0.399 | 0.532 | 0.051 | 2.940 | 0.095 | -0.026 | 0.073 | 0.788 | 0.010 | 1.347 | 0.254 |
| PGLS | -0.015 | 0.459 | 0.503 | -0.025 | 0.126 | 0.724 | -0.025 | 0.125 | 0.726 | 0.008 | 1.287 | 0.264 | -0.028 | 0.016 | 0.901 | -0.015 | 0.484 | 0.491 |

Tabela 4. Resultados das regressões filogenéticas (PGLS) e regressões ordinárias (OLS) entre as características de história de vida e as características do solo utilizada pelas espécies de Gymnophthalmidae amostradas nesse estudo. Valores em negrito foram estatisticamente significativos.

| | Sand content | | | Clay content | | | Silt content | | |
|------------------------|--------------------|--------|--------------|--------------------|-------|--------------|--------------------|--------|--------------|
| | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p | R ² aj. | F | p |
| Adult female mass | | | | | | | | | |
| OLS | 0.224 | 11.400 | 0.002 | 0.077 | 3.999 | 0.053 | 0.214 | 10.810 | 0.002 |
| PGLS | 0.049 | 2.849 | 0.100 | -0.021 | 0.256 | 0.616 | 0.052 | 0.052 | 0.094 |
| Adult female SVL | | | | | | | | | |
| OLS | 0.089 | 4.505 | 0.041 | 0.054 | 3.073 | 0.088 | 0.039 | 2.455 | 0.126 |
| PGLS | -0.027 | 0.060 | 0.808 | -0.009 | 0.671 | 0.418 | -0.028 | 0.009 | 0.926 |
| Female SVL at maturity | | | | | | | | | |
| OLS | 0.059 | 3.241 | 0.080 | 0.086 | 4.396 | 0.043 | -0.006 | 0.799 | 0.378 |
| PGLS | -0.026 | 0.074 | 0.787 | 0.018 | 1.661 | 0.206 | -0.019 | 0.334 | 0.567 |
| Clutch frequency | | | | | | | | | |
| OLS | -0.026 | 0.077 | 0.783 | -0.029 | 0.003 | 0.960 | -0.017 | 0.408 | 0.527 |
| PGLS | -0.026 | 0.077 | 0.783 | -0.029 | 0.003 | 0.960 | -0.017 | 0.408 | 0.527 |
| Relative clutch mass | | | | | | | | | |
| OLS | -0.004 | 0.850 | 0.363 | 0.081 | 4.190 | 0.048 | -0.028 | 0.003 | 0.957 |
| PGLS | 0.008 | 1.308 | 0.261 | 0.139 | 6.824 | 0.013 | 0.007 | 1.244 | 0.272 |

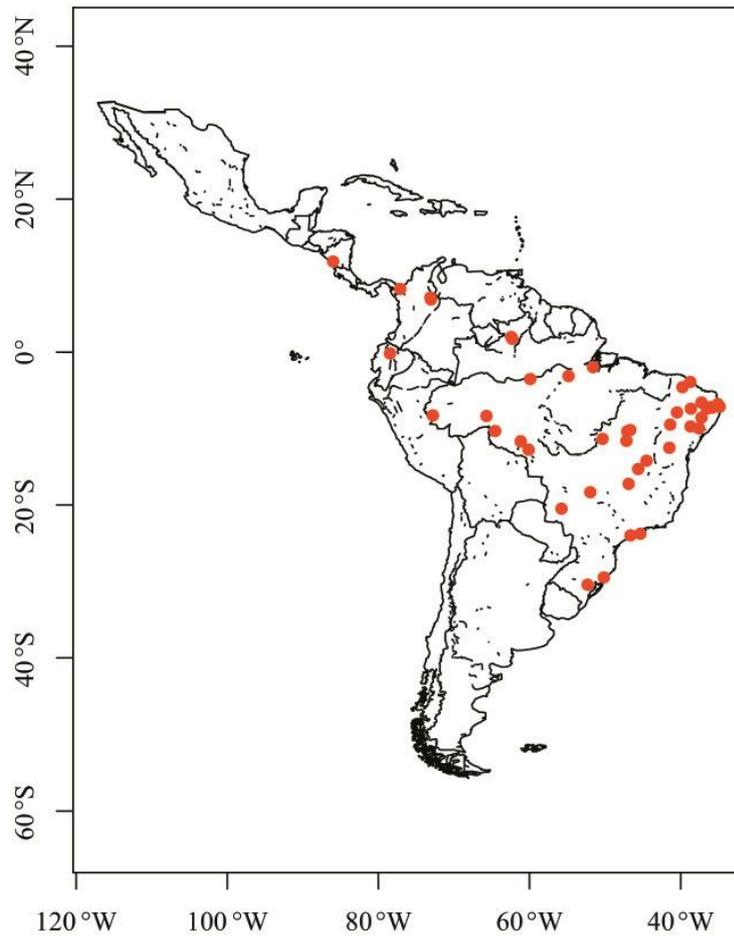


Fig. 1. Locais de amostragem das populações de *Gymnophthalmidae* com dados de história de vida utilizados nesse estudo.

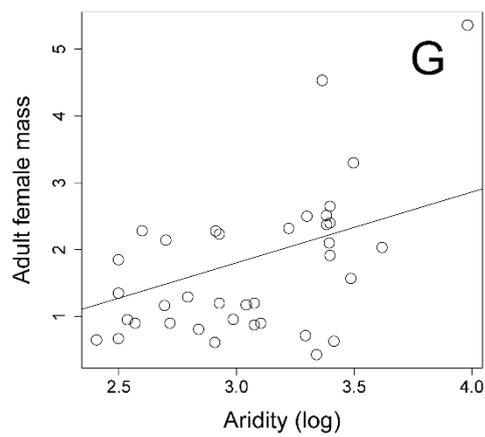
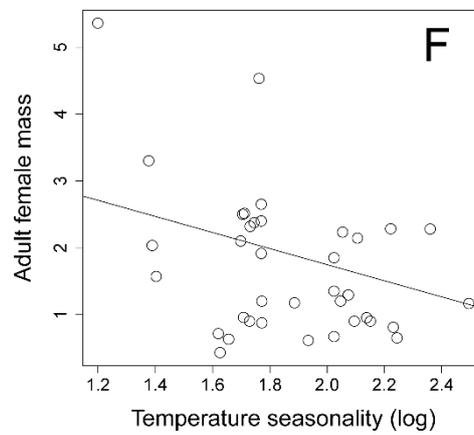
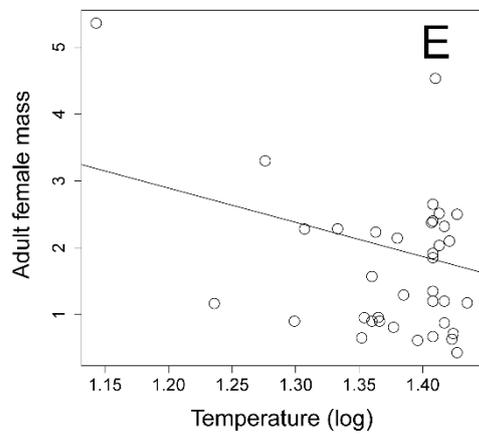
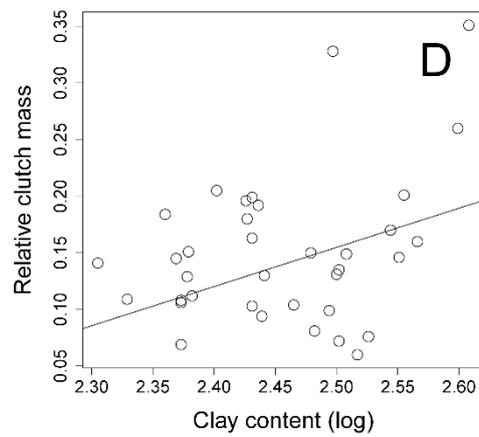
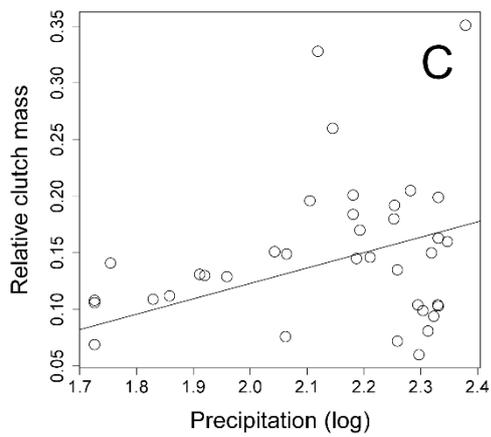
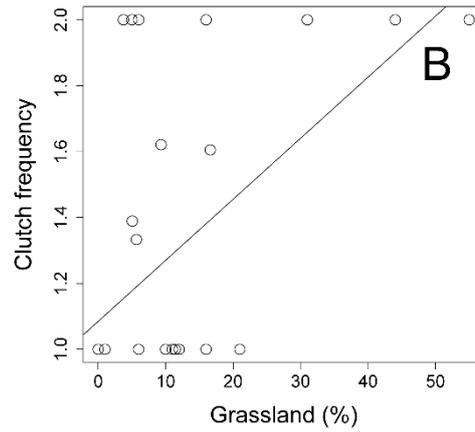
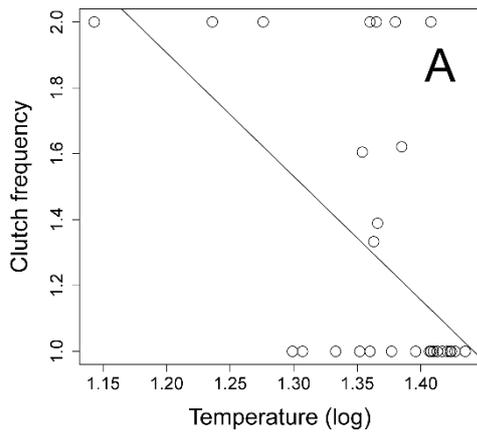


Fig. 2. Relação entre as características da história de vida em lagartos da família Gymnophthalmidae e as variáveis ambientais que obtiveram valores significativos nos modelos de regressão filogenética. Nota: para o índice de aridez, quanto menor o valor numérico atribuído, maior a aridez; ver métodos.

CONCLUSÕES

Com os resultados obtidos desta tese, pudemos observar que os lagartos da família Gymnophthalmidae são lagartos que apresentam uma crescente recente em suas taxas de diversificação. Contudo essa diversificação é mais expressiva na linhagem Cercosaurinae, onde encontramos a maior diversidade de espécies, formas e hábitos. Esses maiores valores de diversificação estão associados principalmente a ambientes mais frios de menor precipitação, corroborando a origem da família, datada para os Andes Norte e Central. Além disso, a especialização de nicho também tem sido um fator que tem contribuído para o aumento nos regimes de diversificação das linhagens. Nossa hipótese que ambientes abertos e arenosos favoreceriam a morfologia fossorial e esta reduziria a diversificação não pode ser suportada completamente, uma vez que observamos uma evolução convergente no hábito fossorial. Em algumas linhagens de fossoriais, como os Gymnophthalminae isso pode ser observado, em outras, como os Bachiinae, não. Como possuem histórias evolutivas distintas, estes necessitariam ser analisadas separadamente. Por outro lado, a nossas hipóteses a respeito do nicho trófico das espécies podem ser corroboradas. A dieta dos lagartos gimnoftalmídeos é influenciada principalmente por fatores históricos, e estes fatores estão associados sobretudo ao consumo de larvas, formigas e besouros na linhagem Eupleopodinae, que contém a influência filogenética mais forte. Ainda assim, esses lagartos demonstraram se aproveitar da disponibilidade de presas em cada ambiente, associadas às variáveis ambientais, os tornando também lagartos oportunistas. Ainda sobre a dieta, também confirmamos que lagartos gimnoftalmídeos tendem a divergir seu nicho trófico de acordo com as especialidades de habitats, uma vez que observamos uma separação entre lagartos fossoriais e lagartos não-fossoriais em relação à amplitude de nicho trófico e padrões alimentares. Por fim, observamos a influência histórica nos padrões de história de vida das espécies. Lagartos gimnoftalmídeos possuem um padrão reprodutivo em que a massa da ninhada não acompanha o crescimento das fêmeas, mas, crescem independentemente, rejeitando a nossa hipótese inicial. Devido à essa influência filogenética, esses lagartos adotam algumas estratégias reprodutivas, como a produção de ninhadas com maiores massas em ambientes mais quentes e úmidos e a produção de muitas ninhadas em locais de baixa temperatura.