



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA

ESTRUTURA DAS TAXOCENOSES DE LAGARTOS NOS BIOMAS
CAATINGA, CERRADO E AMAZÔNIA

TAÍS BORGES COSTA

João Pessoa, 2015

TAÍS BORGES COSTA

**ESTRUTURA DAS TAXOCENOSES DE LAGARTOS NOS BIOMAS
CAATINGA, CERRADO E AMAZÔNIA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Zoologia, do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do Título de Doutora em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia

Orientador:

Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita

Co-orientador:

Prof Dr. Adrian Antonio Garda

**JOÃO PESSOA
2015**

C837e Costa, Taís Borges.
Estrutura das taxocenoses de lagartos nos biomas
caatinga, cerrado e Amazônia / Taís Borges Costa.- João
Pessoa, 2015.
166f. : il.
Orientador: Daniel Oliveira Mesquita
Coorientador: Adrian Antonio Garda
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN
1. Zoologia. 2. Lagartos - estrutura de comunidades.
3. Estrutura filogenética. 4. Variáveis ambientais.
5. Microhábitat. 6. Taxocenoses.

UFPB/BC

CDU: 59(043)

**ESTRUTURA DAS TAXOCENOSES DE LAGARTOS NOS BIOMAS
CAATINGA, CERRADO E AMAZÔNIA**

TAÍS BORGES COSTA

Tese de doutorado avaliada pela Banca Examinadora:

Orientador:

Dr. Daniel Oliveira Mesquita
Universidade Federal da Paraíba - UFPB
Titular

Examinadores:

Dr. Reuber Albuquerque Brandão
Universidade de Brasília (UnB)
Titular Externo

Dr. Alexandre Ramlo Torre Palma
Universidade Federal da Paraíba - UFPB
Titular Externo

Dr. Luiz Carlos Serramo Lopez
Universidade Federal da Paraíba - UFPB
Titular interno

Dr. Frederico Gustavo Rodrigues França
Universidade Federal da Paraíba - UFPB
Titular interno

Dr. Helder Farias Pereira de Araújo
Universidade Federal da Paraíba – UFPB
Suplente interno

Dr. Fagner Ribeiro Delfim
Universidade Federal da Paraíba - UFPB
Suplente externo

Data: ____/____/____

JOÃO PESSOA-PB, 2015

Agradecimentos

Em primeiro lugar gostaria de dizer muito obrigada a todos que participaram da construção desta tese, sem exceção e sem citar nomes. Para mim o importante foi a intenção de ajudar. E foram tantas centenas de pessoas que participaram disto que com certeza vou esquecer de citar alguns nomes durante este singelo agradecimento. Assim, meu muitíssimo obrigada a todos/as!!

À minha família, não tenho palavras para dizer mais que muito obrigada. Minha mãe, Waldina, minha irmã Maísa, meu pai José, agradeço o suporte, o amor, a compreensão. Amo vocês! Pantera querida você, e o Thunder, estarão em nossos corações sempre!

Ao meu amor, Daniel Orsi, simplesmente por tudo! Você sabe o caminho que trilhei para chegar até aqui, foram “muuuitos” passos, às vezes não tão fáceis, mas você sempre esteve ao meu lado em cada um deles, sempre segurando a barra. Te admiro cada vez mais como pessoa, como cientista e como companheiro. Te amo!

Aos amigos e colegas do laboratório de herpetologia, pelas conversas, discussões herpetológicas, ajuda nas triagens de estômagos, identificação de espécies, ajuda em campo e tudo mais! Laura, Libélula, Carmem, Fagner (com suas dicas, artigos e conhecimento dos bichos), Daniel Santana, Bella, Paulo, Ana, Ricardo, Felipes, Ralph, Camila, Jéssica, Francis, Cinthia, Samuel Vieira, Samuel Ribeiro, Luis Felipe, Bruna entre outros, muito obrigada!

Aos amigos do Programa de Pós Graduação da UFPB. Muita amizade construída aqui. Obrigada!

Aos amigos do laboratório de entomologia. Meu segundo “lab” né, aprendi muito aqui e construí muitas amizades. Carol (com seu bom coração), Aninha, Well, Jean, Luis, Virgínia, Renata, Aline, Coral, Renato, todos. Obrigada por tudo, por toda ajuda nas triagens, pela amizade!

As queridas amigas Cinthia, Manu, Gabi e Camila, foram muitos risos, alegria, conversas, muito obrigada por tudo! Aos “amigos do Bessa” por toda a farra sempre! Aos amigos “das antigas” Bruno, Gui, Kátia e Ju que mesmo de longe (e Ju agora já pertinho) sempre me apoiaram nos passos que optei seguir. Amo vocês!

Ao Bruno Barreto pela ajuda na estatística e na confecção dos mapas das áreas de estudo. Valeu Brunim!

A todos aqueles que participaram das seis expedições a campo que realizei ao longo do doutorado. Foram mais de 180 dias de campo e diversas pessoas contribuíram para que tudo fosse bem realizado. Aos alunos e professores da UFS, UFRN, UFAL, UFPB, USP, UNB e URCA que participaram do projeto. Aos professores, Renato, Gabriel, Frederico, Gustavo, Guarino, Tamí, Selma e Robson. E aos estudantes Cris, Stéphanie, Bruno, Isabella, Antony, Ricardo, Marcelo, Vinícius, galera da Unb, Gabriela, Pâmela, Talita, Will, Ed, Felipe Magalhães, Diego, Sarah, Bella, Bira, Thiago César, Francis, Laura, Daniel Orsi, Paulo, Luis Felipe, Libélula, Jéssica, toda galera da URCA, pela ajuda em campo. É impossível lembrar todos os nomes! Foram muitas pessoas, muitas mentes, mãos e braços trabalhando em conjunto. Muita amizade construída e que se mantém até hoje! Muitos risos, raiva, alegria, saudade e cansaço. Muito obrigada mesmo, nós sabemos o quanto foi bom e pesado o trabalho né!

Às queridas cozinheiras Edvânia, dona Zefa, meninas da Esec do Seridó, por nos alegrarem e por nos deixarem felizes com sua presença, conversas, experiência de vida e boa comida! Meu obrigada.

Aos professores Dra. Regina, Dr. Bráulio e Dr. Luiz Lopes pelos ensinamentos e conversas sempre que solicitei a ajuda de vocês.

Aos brigadistas de todas as UC's pelo auxílio em campo. Aos gestores das UC's Esec do Raso da Catarina (BA), Parna Serra da Capivara (PI), Parna Chapada Diamantina (BA), Parna Catimbau (PE), Esec de Aiuba (CE) e Esec do Seridó (RN) por todo auxílio prestado durante as expedições.

Aos colegas dos EUA, durante o período do doutorado sanduíche, colegas do CSI. Ao meu orientador do período do doutorado sanduíche Dr. Frank Burbrink, por todos os conhecimentos transmitidos.

Aos lagartos. Peças fundamentais neste trabalho! Obrigada!

Agradeço ao ICMBio pela licença concedida.

Agradeço À CAPES pelas bolsas de doutorado e de doutorado sanduíche.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da UFPB.

Ao CNPq/ICMBio pelo financiamento do projeto do meu orientador, CNPq/ICMBio intitulado “Representatividade da Herpetofauna em Unidades de Conservação da Caatinga: Diversidade, Filogeografia e Relações com Biomas não florestais brasileiros” a partir do qual foram possíveis todas as expedições a campo.

Ao Dr. Laurie Vitt por conceder os dados da Amazônia aqui utilizados. Ao Dr. Guarino Colli pelos dados do Cerrado aqui utilizados juntamente com os dados do Dr. Daniel Mesquita.

Por fim aos meus orientadores Dr. Daniel Oliveira Mesquita e Dr. Adrian Antonio Garda. Agradeço por todo conhecimento transmitido, dicas, críticas, pela amizade, paciência, pela possibilidade de aprender sempre mais. Por todas as conversas, papos e ensinamentos. Aprendi muito nesse período com vocês. Foi um prazer! MUITÍSSIMO obrigada!

*“Tenho apenas duas mãos
e o sentimento do mundo...”*

Carlos Drummond de Andrade

*À minha mãe, Waldina,
ao meu pai, José,
à minha irmã, Máisa
e ao meu amor Daniel
dedico.*

Resumo

A tese está dividida em três capítulos. No primeiro capítulo apresentamos a lista de espécies de répteis e anfíbios da Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, Brasil. Registramos 36 espécies distribuídas em 19 famílias para a unidade de conservação (15 lagartos, uma anfisbena, 10 serpentes, um quelônio e 9 anfíbios). No segundo capítulo investigamos a existência de padrões de estruturação, averiguando a influência dos fatores ecológicos e históricos, na dieta e no uso de microhabitat de uma taxocenose de lagartos do bioma Caatinga, a Estação Ecológica Raso da Catarina, estado da Bahia. Verificamos que a taxocenose está estruturada na dieta e no uso de microhabitat e que não há efeitos históricos na dieta e no uso do microhabitat. Contudo, encontramos influência histórica e filogenética para uso do microhabitat e morfometria. Os resultados sugerem uma maior tendência à dispersão filogenética com atuação de fatores ecológicos, tais como a competição. No terceiro capítulo, foco principal da tese, nós caracterizamos e comparamos a estruturação das taxocenoses dos biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia, no que se refere dieta e microhabitat, e testamos a hipótese de que as taxocenoses mais estruturadas serão aquelas dos ambientes mais extremos no que se refere às variáveis ambientais. Averiguamos que praticamente nenhum dos biomas apresentou efeito histórico para a dieta e microhabitat. Quanto mais alimento disponível, mais as espécies da Caatinga e Cerrado expandem seus nichos. Os índices de sobreposição alimentar e espacial médios não se alteraram de acordo com as variáveis ambientais. Os resultados implicam que, para a estrutura filogenética, há tendência a maior atuação dos fatores ecológicos, *e.g.* competição, nas taxocenoses da Caatinga do que nas taxocenoses da Amazônia e Cerrado.

Palavras-chave: Estrutura de comunidades; estrutura filogenética; ambientes extremos; variáveis ambientais; dieta; microhabitat; morfometria; Caatinga; Cerrado; Amazônia.

SUMÁRIO

Capítulo 1: Herpetofauna em unidades de conservação da Caatinga V:

Estação Ecológica de Aiuaba, CE

Resumo	3
Abstract	4
Introdução	5
Materiais e métodos	6
Resultados e Discussão	8
Bibliografia	12
Tabelas	16
Figuras	19

Capítulo 2: Estrutura da taxocenose de lagartos em uma unidade de conservação na Caatinga no nordeste do Brasil: Estação Ecológica Raso da Catarina – BA

Resumo	27
Abstract	28
Introdução	29
Materiais e métodos	32
<i>Área de estudo</i>	32
<i>Coleta de dados</i>	33
<i>Análises estatísticas</i>	36
<i>Nicho (largura e sobreposição)</i>	36
<i>Estrutura filogenética</i>	38
<i>Papel histórico</i>	38
<i>Variação estrutural do hábitat</i>	40
<i>Morfometria</i>	41
Resultados	42
<i>Composição de espécies</i>	42
<i>Dieta</i>	42
<i>Microhábitat</i>	45
<i>Variação estrutural de hábitat</i>	48

<i>Estrutura filogenética</i>	49
<i>Morfometria</i>	49
Discussão	50
<i>Dieta</i>	50
<i>Microhábitat</i>	54
<i>Variação estrutural de hábitat</i>	57
<i>Morfometria</i>	60
Referências	62
Tabelas	74
Figuras	80

Capítulo 3: Estrutura das taxocenoses de lagartos nos biomas na Caatinga, Cerrado e Amazônia: abordagem comparativa

Resumo	90
Abstract	91
Introdução	92
Materiais e métodos	97
<i>Área de estudo</i>	97
<i>Caatinga</i>	97
<i>Cerrado</i>	98
<i>Amazônia</i>	99
<i>Coleta de dados</i>	99
<i>Análises estatísticas</i>	101
<i>Nicho - sobreposição e largura</i>	101
<i>Nicho - Análise de pseudocomunidades</i>	102
<i>Largura de nicho vs. disponibilidade de recursos</i>	103
<i>Índice de sobreposição observado vs. Riqueza</i>	103
<i>Filogenia vs. Ecologia</i>	103
<i>Dados ambientais</i>	103
<i>Variáveis ecológicas e ambientais: comparativo entre biomas</i>	104
<i>Variáveis ambientais vs. variáveis ecológicas</i>	105
<i>Análise de estrutura filogenética</i>	105

Resultados	107
<i>Caatinga</i>	107
<i>Composição</i>	107
<i>Dieta</i>	107
<i>Microhábitat</i>	108
<i>Estrutura filogenética</i>	108
<i>Cerrado</i>	109
<i>Composição</i>	109
<i>Dieta</i>	109
<i>Microhábitat</i>	110
<i>Estrutura filogenética</i>	110
<i>Amazônia</i>	110
<i>Composição</i>	110
<i>Dieta</i>	111
<i>Microhábitat</i>	111
<i>Estrutura filogenética</i>	112
<i>Variáveis ecológicas e ambientais: comparativo entre os biomas</i>	112
Discussão	115
<i>Composição</i>	115
<i>Dieta</i>	117
<i>Microhábitat</i>	124
<i>Estrutura Filogenética</i>	130
Referências	133
Tabelas	146
Figuras	153
Material suplementar	154

Capítulo 1

Herpetofauna em unidades de conservação da Caatinga V: Estação Ecológica de Aiuaba, CE

Capítulo 1

Inventário

Herpetofauna em unidades de conservação da Caatinga V: Estação Ecológica de Aiuaba, CE

Taís Borges Costa^{1,6}, Daniel Orsi Laranjeiras¹, Francis Luiz Santos Caldas ¹, Daniel Oliveira Santana¹,
Cristiana Ferreira da Silva⁴, Edna Paulino de Alcântara⁴, Samuel Vieira Brito¹, Daniel Oliveira
Mesquita¹, Renato Gomes Faria², Frederico Gustavo Rodrigues França³, Robson Waldemar Ávila⁴,
Adrian Antonio Garda⁵

¹ Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Departamento de Sistemática e Ecologia, Cidade Universitária, 58051-000, João Pessoa, PB, Brasil.

² Universidade Federal de Sergipe, Departamento de Biologia, Laboratório de Cordados (Herpetologia/Ictiologia), Cidade Universitária, Av. Marechal Rondon, s/n, Jardim Rosa Elze, 49100-000, São Cristóvão, SE, Brasil.

³ Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Aplicadas e Educação, Departamento de Engenharia e Meio Ambiente, CEP 58297-000, Rio Tinto, PB, Brasil.

⁴ Universidade Regional do Cariri, Departamento de Ciências Físicas e Biológicas. Rua Cel. Antonio Luiz Pimenta, 63105100, Crato, CE, Brasil.

⁵ Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Laboratório de Anfíbios e Répteis-LAR, Departamento de Botânica, Ecologia e Zoologia, Centro de Biociências, Campus Universitário, Lagoa Nova, 59078-900, Natal, RN, Brasil.

⁶ Autor para correspondência: Taís Borges Costa; e-mail: biosic.tais@gmail.com

Resumo

Apresentamos uma lista de espécies de répteis e anfíbios para a Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, Brasil. O inventário foi realizado durante 30 dias entre setembro e outubro de 2013. Utilizamos na amostragem 148 baldes organizados em 37 armadilhas de interceptação e queda (*pitfall traps*), além de armadilhas de cola (*glue traps*) e procura ativa. Registramos um total de 36 espécies distribuídas em 19 famílias (15 lagartos, uma anfisbena, 10 serpentes, um quelônio e 9 anfíbios). As curvas de rarefação para anfíbios e serpentes sugerem que a riqueza de espécies ainda é subestimada para a área. Apesar da reduzida área da unidade de conservação, a ESEC de Aiuaba atua como abrigo para uma grande diversidade de espécies da herpetofauna da Caatinga.

Abstract

We present the reptiles and amphibians recorded for a strictly protected area, the Aiuaba Ecological Station, state of Ceará, Brazil. We conducted during 30 days herpetofaunal inventory (September and October 2013). We installed 37 pitfall trap arrays with four buckets each, totaling 148 buckets, besides glue traps and active searches. We recorded 36 species distributed in 19 families (15 lizards, 1 amphisbaena, 10 snakes, 9 amphibians, and 1 chelonian). Rarefaction curves for amphibians and snakes suggest that species richness is still underestimated for the area. Despite its small area, the Aiuaba Ecological Station act as an herpetofaunal refuge, protecting an important diversity of of species of herpetofauna.

Introdução

O bioma Caatinga apresenta o menor número de unidades de conservação (UC), com menos de 2% de seu território protegido por UC de proteção integral (Tabarelli *et al.* 2000; Leal *et al.* 2003; Leal *et al.* 2005). Por muito tempo, a biota da Caatinga foi considerada pobre e de pouca prioridade para a conservação, pois considerava-se o bioma com baixa riqueza e com poucas espécies endêmicas (Vanzolini 1976; Vanzolini *et al.* 1980). Essa impressão vem sendo gradualmente desfeita em estudos posteriores, que têm mostrado a grande diversidade e o alto grau de endemismo do bioma (Rodal 1992; Casteleti *et al.* 2000; Rodrigues 2003; Araújo *et al.* 2005; Rodrigues 2005).

A Caatinga ocupa proximadamente 10% do território brasileiro. Contudo, sua cobertura vegetal nativa atual equivale a aproximadamente 60% da área mapeada para o bioma (MMA 2008). O bioma abrange os estados do Ceará, Rio Grande do Norte, a maior porção da Paraíba e Pernambuco, sudeste do Piauí, oeste de Alagoas e Sergipe, regiões norte e central da Bahia e uma faixa estendendo-se em Minas Gerais seguindo o rio São Francisco, juntamente com um enclave no vale seco da região média do rio Jequitinhonha (Prado 2003). Trabalhos recentes citam o bioma como o terceiro (em alguns casos, segundo) mais degradado do Brasil, atrás apenas da Mata Atlântica e do Cerrado, apresentando uma área altamente fragmentada e antropizada por desmatamentos, culturas irrigadas, pecuária, dentre outros (Castelleti *et al.* 2003; Leal *et al.* 2003; Leal *et al.* 2005).

A escassez de inventários no bioma Caatinga com metodologias de amostragem comparáveis contribuem para o desconhecimento da herpetofauna do bioma (Rodrigues 2003, 2005). Alguns inventários realizados com metodologia padronizada por nosso grupo de pesquisa nas unidades de conservação da Caatinga, tais como a Esec Raso da

Catarina-BA (Garda *et al.* 2013), Parna Serra da Capivara-PI (Cavalcanti *et al.* 2014) e Parna do Catimbau-PE (Pedrosa *et al.* 2014) vêm colaborando para uma melhor comparação entre as herpetofaunas de diferentes unidades de conservação do bioma.

O presente estudo integra o conjunto de publicações que fazem parte do projeto “*Representatividade da Herpetofauna em Unidades de Conservação da Caatinga: Diversidade, filogeografia e Relações com Biomas não Florestais da América do Sul (CNPq/ICMBIO)*”. Apresentamos aqui o levantamento da herpetofauna da Estação Ecológica de Aiuaba, CE realizado ao longo de 30 dias consecutivos de amostragem com diferentes métodos de coleta combinados.

Material e Métodos

A Estação Ecológica de Aiuaba é uma unidade de conservação de proteção integral localizada no município de Aiuaba, CE (Figura 1). Ocupa uma área de 11.525 ha e foi reconhecida como Estação Ecológica pelo Decreto sem Número de 6 de fevereiro de 2001, entre as latitudes 06° 35’ e 06° 40’ S e as longitudes 40° 07’ e 40° 20’ W. Está inserida na ecorregião da Depressão Sertaneja Setentrional e apresenta solos litólicos e relevo plano, onde as formações erosivas são mais frequentes e os filitos são as rochas predominantes (Medeiros 2004). Encontra-se coberta por caatinga arbórea em quase toda sua extensão e apresenta cinco fisionomias em sua totalidade: carrasco, caatinga arbórea densa na superfície dissecada, caatinga arbórea densa na superfície conservada e complexo caatinga arbustivo-arbórea na superfície conservada (Oliveira *et al.* 1983; Medeiros 2004). Quanto ao clima, a UC apresenta temperatura média anual entre 25,3°C e 25,9°C e a precipitação varia entre 590 e 684 mm (Medeiros

2004). A Esec de Aiuaba não apresenta plano de manejo oficial, o que ratifica a importância de estudos como este.

O inventário de espécies foi realizado entre 14/09/2013 e 16/10/2013. Vários métodos de amostragem foram utilizados incluindo busca ativa, encontros ocasionais, amostragem por armadilhas de queda com cercas-guia e armadilhas de cola. Um total 37 estações de armadilhas de queda foi instalado na UC. Cada estação é formada por 4 baldes de 30 litros dispostos em Y (120°) equidistantes 6 metros nas três pontas do Y. Próximo aos *pitfalls* foram colocadas 4 armadilhas de cola (fitas adesivas), duas distribuídas no chão ao longo de troncos caídos e/ou rochas e duas no alto ao redor de troncos de árvores em busca de espécies arborícolas (Figura 2). As armadilhas foram distribuídas em três trilhas principais, uma próxima à barragem existente na unidade de conservação (cinco estações), outra acima da barragem em área mais seca (10 *pitfalls*) e a última linha em área mais acidentada, próxima a uma região de serras. As buscas ativas foram conduzidas nos períodos diurno (manhã e tarde) e noturno sendo que microhábitats propícios para o encontro de espécimes (troncos caídos, arbustos, rochas, serapilheira, dentre outros) eram vasculhados. Procuramos vistoriar o maior número de fisionomias (e/ou hábitats) possíveis. Amostramos locais próximos aos *pitfalls*, assim como trilhas próximas as serras, à barragem próxima à sede ou ao açude na área de amortecimento. Além disso, o material vegetal seco acumulado e áreas de destroços próximos à sede da unidade de conservação também foram vistoriados. Como metodologia adicional para a captura de quelônios também utilizamos 3 covos (aproximadamente 60 cm de diâmetro) na represa inserida na área da unidade de conservação. Os covos foram colocados por cinco dias e utilizamos sardinhas como isca.

Os espécimes coletados foram mortos com lidocaína 5%, fixados com formaldeído 10% e posteriormente mantidos em álcool 70%. Os espécimes foram depositados nas coleções herpetológicas da Universidade Federal da Paraíba (Coleção Herpetológica da UFPB – CHUFPB) e da Universidade Federal Rio Grande do Norte (Laboratório de Anfíbios e Répteis – CLAR/UFRN). As coletas ocorreram mediante a autorização do órgão competente para TBC (SISBIO#29550-4) e AAG (SISBIO #32575-1).

Fizemos curvas de rarefação com o objetivo de avaliar a suficiência amostral na área (Gotelli & Colwell 2001). Essas curvas foram estimadas para todas as espécies da herpetofauna em conjunto e para lagartos, anfíbios e serpentes separadamente. Realizamos 1000 randomizações dos dados originais, sem substituição, utilizando o software EstimateS, versão 9.1.0, para a obtenção dos estimadores não paramétricos baseados em abundância (Chao1 e ACE) e estimadores baseados em incidência (Chao2, Jackknife 1 e 2, Bootstrap e ICE) (Colwell 2013). Além disso, também calculamos o estimador CHAO 1P na tentativa de diminuir os erros devido ao viés amostral (Lopez *et al.* 2012).

Resultados e Discussão

Ao longo dos 30 dias de amostragem registramos 900 indivíduos de 36 espécies (15 lagartos, 1 anfisbena, 10 serpentes, 1 quelônio e 9 anfíbios) distribuídas em 20 famílias (Tabela 1; Figuras 3, 4, 5 e 6).

A combinação de diferentes métodos de coleta foi importante no registro das espécies na área de estudo. Ao combinarmos mais de um método de amostragem, a deficiência de cada método pôde ser suplementada pela eficiência dos outros, tornando

sua combinação bastante eficiente (Corn & Bury 1990; Thompson *et al.* 2005; Velho 2010). Das nove espécies de anfíbios, sete foram registradas apenas por busca ativa enquanto as outras duas apenas por armadilha de queda. Das 15 espécies de lagartos, *Hemidactylus brasiliensis* foi registrado apenas por armadilha de cola, enquanto outras três espécies (*I. iguana*, *M. heathi* e *T. merianae*) foram registradas apenas por busca ativa. O único quelônio foi registrado pelo uso de covos. Para as dez espécies de serpentes, oito foram registradas por um único método de coleta, sendo busca ativa (6) ou armadilha de queda (2).

As curvas de rarefação não alcançaram as assíntotas para a maioria dos grupos analisados (todas as espécies juntas, apenas anfíbios e apenas serpentes), o que evidencia que um maior número de espécies poderá ser encontrado na área com maior tempo de esforço amostral. Apenas para lagartos a curva se aproximou da assíntota, o que demonstra uma amostragem eficiente para o grupo, já que os estimadores de riqueza média variaram entre 16 e 18 espécies, valor próximo ao total amostrado por nós (15) na área (Tabela 2, figura 7).

A riqueza observada é semelhante a outras áreas de Caatinga principalmente, a riqueza de lagartos e serpentes, Vitt (1995): Exu, PE, 15 espécies de lagartos; Andrade *et al.* (2013): Esec do Seridó, RN, 14 espécies de lagartos; Cavalcanti *et al.* (2014): Parna Capivara, PI, 37 espécies para a herpetofauna, 17 lagartos, 1 quelônio, 7 anfíbios e 11 serpentes; Garda *et al.* (2013): Esec Raso da Catarina, BA, 53 espécies, 19 lagartos, 2 anfisbenas, 21 anfíbios e 11 serpentes; Pedrosa *et al.* (2014): Parna Catimbau, PE, 58 espécies da herpetofauna, 25 lagartos, 21 anfíbios, 11 serpentes e 1 quelônio; Rocha e Rodrigues (2005): Barra, BA, 11 lagartos, 8 anfíbios e 4 serpentes; Souza *et al.* (2013): Petrolina, PE, 14 espécies de lagartos; Ribeiro e Freire (2011):

Nascimento, RN, 21 espécies de lagartos; Mesquita *et al.* (2013) Pentecoste, CE, 22 serpentes.

O período de coleta coincidiu com a época de seca. A Caatinga apresenta períodos sazonais de chuvas, em geral com grande espaçamento entre os períodos chuvosos e alta imprevisibilidade de chuvas (Ab'Saber 2005). O baixo registro de anfíbios na área está associado à estiagem na região. Anfíbios são bastante associados à umidade, sendo mais ativos durante períodos de chuva. Durante os períodos de seca, encontram-se enterrados ou em estivação (Duellman & Trueb 1994; Carvalho *et al.* 2010). A seca acentuada na região também pode ter afetado a coleta de serpentes. Os estimadores obtidos, indicam uma riqueza entre 12 e 17 espécies enquanto registramos apenas 10 espécies. Não registramos na área alguns anfíbios comuns em áreas de Caatinga como *Pleurodema diplolister*, ou mesmo leuiperíneos do gênero *Physalaemus*, o que indica a necessidade de um esforço amostral no período chuvoso. Outras áreas de Caatinga registraram um número maior de espécies de anfíbios, em geral com um registro maior que 20 espécies [*e.g.* Arzabe *et al.* (2005) e Pedrosa *et al.* (2014)].

As espécies de lagartos mais abundantes na área são amplamente distribuídas na Caatinga, tais como *Gymnodactylus geckoides*, *Tropidurus hispidus* e *Vanzosaura multiscutata*. Registramos a espécie *T. jaguaribanus*, que atualmente se distribui pelo Vale do Rio Jaguaribe (Piauí/Ceará) e é considerada endêmica do bioma Caatinga (Carvalho 2013; Carvalho *et al.* 2013).

A lista da herpetofauna do estado do Ceará continha 102 espécies sendo 34 anfíbios e 68 répteis (Lima-Verde & Cascon 1990). Para o Complexo Ibiapaba-Araripe foram registradas 38 espécies de anfíbios e 84 espécies de répteis. Contudo, esta região conta com, no mínimo, cinco tipos diferentes de fitofisionomias, incluindo áreas de Cerrado, Caatinga e matas úmidas (Loebmann & Haddad 2010). A Esec de Aiuaba,

inserida na Depressão Sertaneja Setentrional, apresenta a maioria das espécies da herpetofauna típicas de Caatinga *strictu sensu*, diferentemente de trabalhos anteriores que apresentam também espécies típicas de brejos nordestinos, áreas de altitude e enclaves méxicos (Lima-Verde & Cascon 1990; Loebmann & Haddad 2010).

A ESEC de Aiuaba, localizada na região do Sertão do Inhamuns, é umas das áreas prioritárias para a conservação no bioma Caatinga (PROBIO 2000) e, até o momento, não apresentava uma lista oficial da sua herpetofauna. A lista de espécies fornecida aqui é referência para a herpetofauna da área, podendo auxiliar na elaboração de um plano de manejo para a mesma. Vale ressaltar, contudo, que para alguns grupos como serpentes e anfíbios, um maior período de amostragem que compreenda também o período chuvoso pode culminar no registro de uma maior diversidade de tais grupos para a área.

Bibliografia

1.
Ab'Saber, A. (2005). *Os domínios de natureza no Brasil: Potencialidades paisagísticas*. 3 edn, São Paulo.
2.
Andrade, M.J.M.d., Sales, R.F.D. & Freire, E.M.X. (2013). Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotropica*, 13.
3.
Araújo, F.S.d., Rodal, M.J.N. & Barbosa, M.R.d.V. (2005). *Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga - Suporte a estratégias regionais de Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF.
4.
Arzabe, C., Skuk, G., Santana, G.G., Delfin, F.R., Lima, Y.C.C. & Abrantes, S.H.F. (2005). Herpetofauna da área do Curimataú, Paraíba. In: *Análise das variações da biodiversidade do Bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação* (eds. Araújo, FS, Rodal, MJN & Barbosa, MRV). Ministério do Meio Ambiente Brasília, pp. 264 - 280.
5.
Carvalho, A.L.G. (2013). On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa*, 3640, 042-056.
6.
Carvalho, A.L.G., Britto, M.R. & Fernandes, D.S. (2013). Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): Distribution, Endemism, and Area Relationships in South America. *PLoS ONE*, 8, e59736.
7.
Carvalho, J.E., Navas, C.A. & Pereira, I.C. (2010). Energy and water in aestivating amphibians. *Progress in molecular and subcellular biology*, 49, 141-169.
8.
Casteleti, C.H.M., Silva, J.M.C.d., Tabarelli, M. & Santos, A.M.M. (2000). Avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga. In: *Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar*. Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Núcleo de Biodiversidade Petrolina, p. 11.
9.
Castelleti, C.H.M., Santos, A.M.M., Tabarelli, M. & Da Silva, J.M.C. (2003). Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. In: *Ecologia e conservação da caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMCd). Ed. Universitária da UFPE Recife, pp. 719-734.
10.
Cavalcanti, L.B.d.Q., Costa, T.B., Colli, G.R., Costa, G.C., França, F.G.R., Mesquita, D.O. *et al.* (2014). Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. *Check List*, 10, 18 - 27.
- 11.

- Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. University of Connecticut USA.
- 12.
- Corn, P.S. & Bury, R.B. (1990). Sampling methods for terrestrial amphibians and reptiles. In: *Wildlife-habitat relationships: sampling procedures for Pacific Northwest vertebrates*. (eds. Carey, AB & Ruggiero, LF). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, pp. 1 - 34.
- 13.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- 14.
- Garda, A.A., Costa, T.B., Santos-Silva, C.R., Mesquita, D.O., Faria, R.G., Conceição, B.M. *et al.* (2013). Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). *Check List*, 9, 405 - 414.
- 15.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- 16.
- Leal, I.R., Silva, J.M.C., Tabarelli, M. & Jr., T.E.L. (2005). Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *MEGADIVERSIDADE*, 1, 139 - 146.
- 17.
- Leal, I.R., Tabarelli, M. & Silva, J.M.C.d. (2003). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Ed. Universitária da UFPE, Recife.
- 18.
- Lima-Verde, J.S. & Cascon, P. (1990). Lista preliminar da Herpetofauna do Estado do Ceará, Brasil. *Caatinga*, 7, 158 - 163.
- 19.
- Loebmann, D. & Haddad, C.F.B. (2010). Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. *Biota Neotropica*, 10, 227-256.
- 20.
- Lopez, L.C.S., Fracasso, M.P.d.A., Mesquita, D.O., Palma, A.R.T. & Riul, P. (2012). The relationship between percentage of singletons and sampling effort: A new approach to reduce the bias of richness estimates. *Ecological Indicators*, 14, 164-169.
- 21.
- Medeiros, J.B.L.d.P. (2004). Zoneamento fito-ecológico da Estação Ecológica de Aiuaba – uma contribuição à educação ambiental e à pesquisa científica In: *Programa Regional de Pós-Graduação em Desenvolvimento e Meio Ambiente UFCE Ceará*, p. 141.
- 22.
- Mesquita, P.C.M.D., Passos, D.C., Borges-Nojosa, D.M. & Cechin, S.Z. (2013). Ecologia e história natural das serpentes de uma área de Caatinga no nordeste brasileiro. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 53, 99-113.
- 23.
- MMA (2008). *Mapas de cobertura vegetal dos biomas brasileiros*. 2 edn.

24.

Oliveira, J.G.B.d., Cesar, H.L. & Nunes, E.P. (1983). Vegetação. In: *Projeto Aiuaba – Relatório técnico* (ed. OLIVEIRA, JGB) Fortaleza, pp. 117 - 130.

25.

Pedrosa, I.M.M.d.C., Costa, T.B., Faria, R.G., França, F.G.R., Laranjeiras, D.O., Oliveira, T.C.S.P.d. *et al.* (2014). Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica*, 14, 1-12.

26.

Prado, D.E. (2003). As Caatingas da América do Sul. In: *Ecologia e conservação da caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMC) Recife, pp. 3-74.

27.

PROBIO (2000). Seminário sobre avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga. www.biodiversitas.org/caatinga.

28.

Ribeiro, L.B. & Freire, E.M.X. (2011). Lagartos como Bioindicadores: Testando metodologia de avaliação da qualidade ambiental de Caatingas e áreas Florestadas. In: *Múltiplos olhares sobre o semiárido brasileiro: perspectivas interdisciplinares* (eds. Freire, EMX, Cândido, GA & Azevedo, PVd). EDUFRRN - Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Norte Natal-RN, pp. 145-186.

29.

Rocha, P.L.B. & Rodrigues, M.T. (2005). Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River, northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 45, 261-284.

30.

Rodal, M.J.N. (1992). Fitossociologia da vegetação arbustivo-arbóreo em quatro áreas de caatinga em Pernambuco. In: *Instituto de Biologia*. UNICAMP Campinas, p. 224.

31.

Rodrigues, M.T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: *Ecologia e conservação da Caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMC). Editora Universitária UFPE Recife, pp. 181-236.

32.

Rodrigues, M.T. (2005). The Conservation of Brazilian Reptiles: Challenges for a Megadiverse Country. *Conservation Biology*, 19, 659-664.

33.

Souza, K.d., Coelho, R.D.F., Sobrinho, C.P., Nascimento, J.P.B., Gogliath, M. & Ribeiro, L.B. (2013). Fauna de lagartos de habitats de Caatinga do Campus Ciências Agrárias da Universidade Federal Do Vale Do São Francisco, Petrolina-Pe, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 15, 253-265.

34.

Tabarelli, M., Silva, J.M.C., Santos, A.M.M. & Vicente, A. (2000). Análise de representatividade das unidades de conservação de uso direto e indireto na Caatinga. In: *Relatório do Projeto Avaliação e Ações Prioritárias para a Conservação da biodiversidade da Caatinga Petrolina, Brasil*.

35.

- Thompson, S.A., Thompson, G.G. & Withers, P.C. (2005). Influence of pit-trap type on the interpretation of fauna diversity. *Wildlife Research*, 32, 131-137.
- 36.
- Vanzolini, P.E. (1976). On the lizards of a Cerrado-Caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 29, 111-119.
- 37.
- Vanzolini, P.E., Ramos, C.A.M.M. & Vitt, L.J. (1980). *Répteis das Caatingas*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- 38.
- Velho, D.M.A. (2010). Amostragem de lagartos no cerrado brasileiro : armadilhas de queda vs. capturas totais. In: *Instituto de Ciências Biológicas*. Universidade de Brasília Brasília, DF, p. 77.
- 39.
- Vitt, L.J. (1995). The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil. *Occasional papers of the Oklahoma Museum of Natural History*, 1-29.

Tabelas

Tabela 1. Lista de espécies da herpetofauna da Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará, registrada ao longo de 30 dias de amostragem (entre setembro e outubro de 2013).

Legenda: busca ativa= BA; G= *glue trap*; P= *pitfall trap*; EO= encontro ocasional; Covo=C.

Família Espécie	Voucher	Método de coleta	Nº de indivíduos
Anfíbios (n= 9)			
Bufonidae			
<i>Rhinella jimi</i>	FSCHUFPB 6527	BA	3
Hylidae			
<i>Dendropsophus nanus</i>	FSCHUFPB 3075	BA	39
<i>Hypsiboas raniceps</i>	FSCHUFPB 3071	BA	10
<i>Phyllomedusa nordestina</i>	FSCHUFPB 6564	BA	2
<i>Scinax x-signatus</i>	FSCHUFPB 3278	P	2
Leptodactylidae			
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	FSCHUFPB 3017	BA	17
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	FSCHUFPB 6361	P	1
<i>Leptodactylus vastus</i>	FSCHUFPB 3028	BA	4
<i>Pseudopaludicola pocoto</i>	FSCHUFPB 2000	BA	41
Anfisbenas			
Amphisbaenidae			
<i>Amphisbaena</i> cf. <i>vermicularis</i>	FSCHUFPB 3101	BA, P	1
Lagartos (n= 15)			
Gekkonidae			
<i>Hemidactylus agrius</i>	FSCHUFPB 6368	BA, P, G	15
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>	FSCHUFPB 3161	G	1
<i>Lygodactylus klugei</i>	FSCHUFPB 3015	BA, P, G	
Gymnophthalmidae			
<i>Micrablepharus maximiliani</i>	FSCHUFPB 3332	BA, P, G	26
<i>Vanzosaura rubricauda</i>	FSCHUFPB 3016	BA, P, G	131
Iguanidae			
<i>Iguana iguana</i>	não coletado	BA	2
Phyllodactylidae			
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	FSCHUFPB 3021	BA, P, EO, G	124
Phyllodactylidae			
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	FSCHUFPB 3061	BA, P, EO, G	66
Scincidae			
<i>Mabuya heathi</i>	FSCHUFPB 6314	BA	7
Sphaerodactylidae			

<i>Coleodactylus meridionalis</i>	FSCHUFPB 3301	BA, P	9
Teiidae			
<i>Ameiva ameiva</i>	FSCHUFPB 3067	BA, P	31
<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	FSCHUFPB 3030	BA, P	86
<i>Tupinambis merianae</i>	não coletado	BA	1
Tropiduridae			
<i>Tropidurus hispidus</i>	FSCHUFPB 3029	BA, P, G	177
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>	FSCHUFPB 3268	BA, P	28
Serpentes (n= 10)			
Boidae			
<i>Boa constrictor</i>	não coletado	BA	1
Colubridae			
<i>Oxybelis aeneus</i>	s/ n°	BA	1
Dipsadidae			
<i>Apostolepis</i> sp.	FSCHUFPB 3201	P	
<i>Leptodeira annullata</i>	FSCHUFPB 3200	BA	1
<i>Oxyrhopus trigeminus</i>	FSCHUFPB 3025	BA	5
<i>Phylodryas nattereri</i>	FSCHUFPB 6618	BA	2
Elapidae			
<i>Micrurus ibiboboca</i>	FSCHUFPB 3108	P	1
Leptotyphlopidae			
<i>Epictia borapeliotes</i>	FSCHUFPB 3270	BA, P	4
Viperidae			
<i>Bothrops leucurus</i>	FSCHUFPB 3027	EO, BA	1
<i>Crotalus durissus</i>	FSCHUFPB 6401	BA	1
Quelônio (n= 1)			
Chelidae			
<i>Phrynops geoffroanus</i>	FSCHUFPB 6637	C	2

Tabela 2. Estimativa de riqueza de espécies da herpetofauna da Esec de Aiuaba, Ceará, utilizando diferentes estimadores de diversidade e métodos de rarefação baseados na abundância.

Estimadores	Média ± desvio padrão			
	Anfíbios	Lagartos	Serpentes	Herpetofauna
ACE	9,83 ± 0	17,1 ± 0	15,17 ± 0	43,98 ± 0
ICE	9,79 ± 0	16,94 ± 0	15,17 ± 0	43,85 ± 0
CHAO 1	9,25 ± 0,72	17 ± 3,74	15,97 ± 7,23	41,33 ± 4,92
CHAO 1 ^P	9,36	17,30	19,96	43,37
CHAO 2	9,25 ± 0,72	17 ± 3,74	15,97 ± 7,23	41,33 ± 4,92
Jackknife1	9,99 ± 0,99	17 ± 1,41	14,77 ± 1,92	43,99 ± 2,81
Jackknife2	9,03 ± 0	18 ± 0	17,59 ± 0	45,99 ± 0
Bootstrap	9,7 ± 0	15,87 ± 0	12,07 ± 0	39,86 ± 0

Figuras

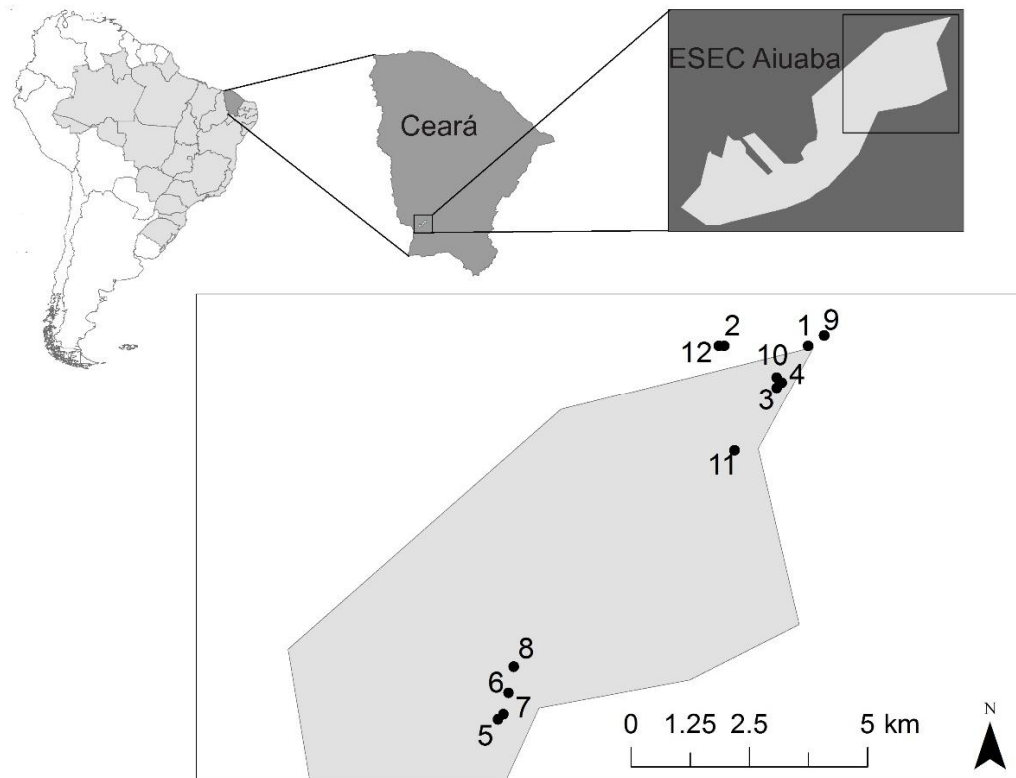


Figura 1. Mapa da área de estudo Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará. Os pontos de 1 a 12 referem-se aos pontos amostrais. Legenda: 1= primeiro conjunto de pitfalls; 2, 8, 10, 11, 12 = pontos de busca ativa; 12 e 2= área de rochas próxima ao açude; 3= segundo conjunto de pitfalls; 4= terceiro conjunto de pitfalls; 5= quarto conjunto de pitfalls; 6= quinto conjunto de pitfalls; 9= sede da unidade de conservação.

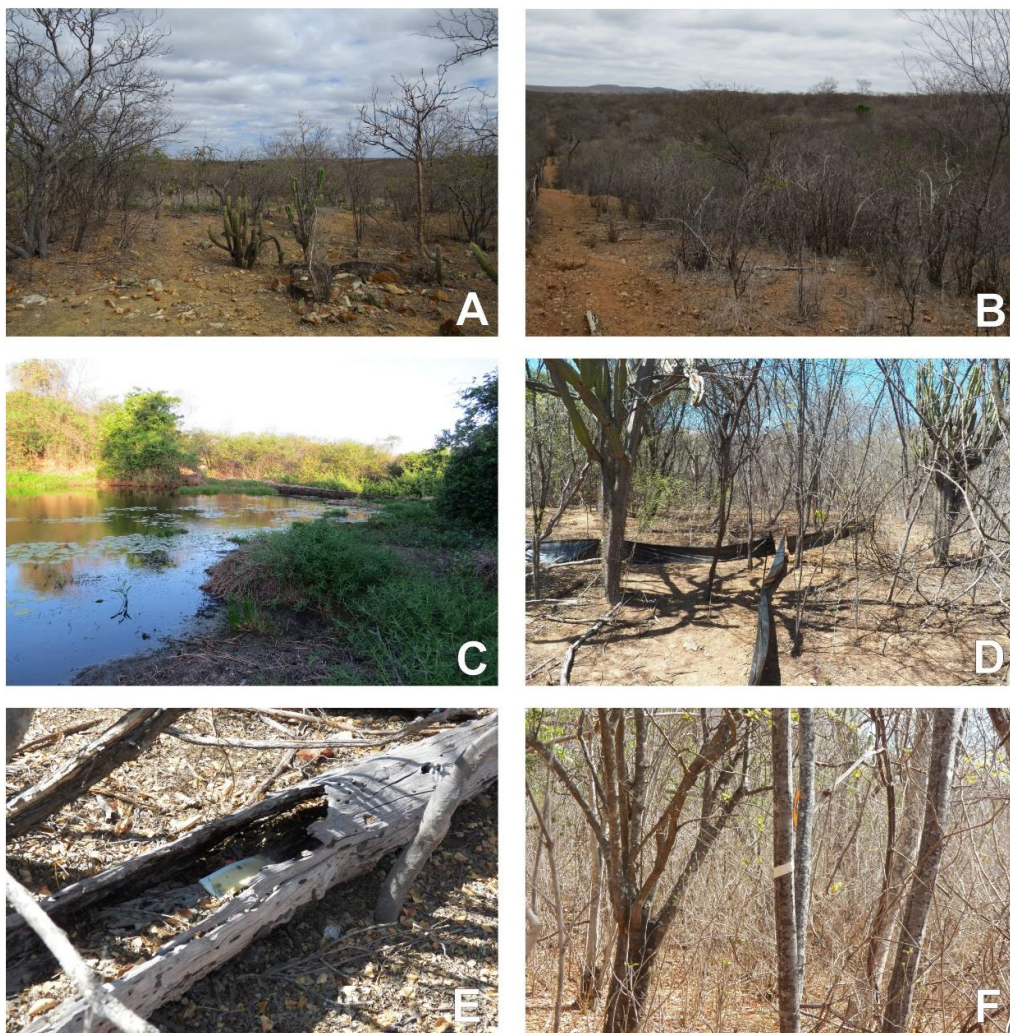


Figura 2. Ambientes e armadilhas utilizadas na Estação Ecológica de Aiuaba, Ceará: A e B - caatinga arbustiva associada a ambiente rochoso; C - represa; D - armadilha de queda (*pitfall trap*); E - armadilha de cola em tronco caído; F - armadilha de cola ao redor de tronco de árvore.

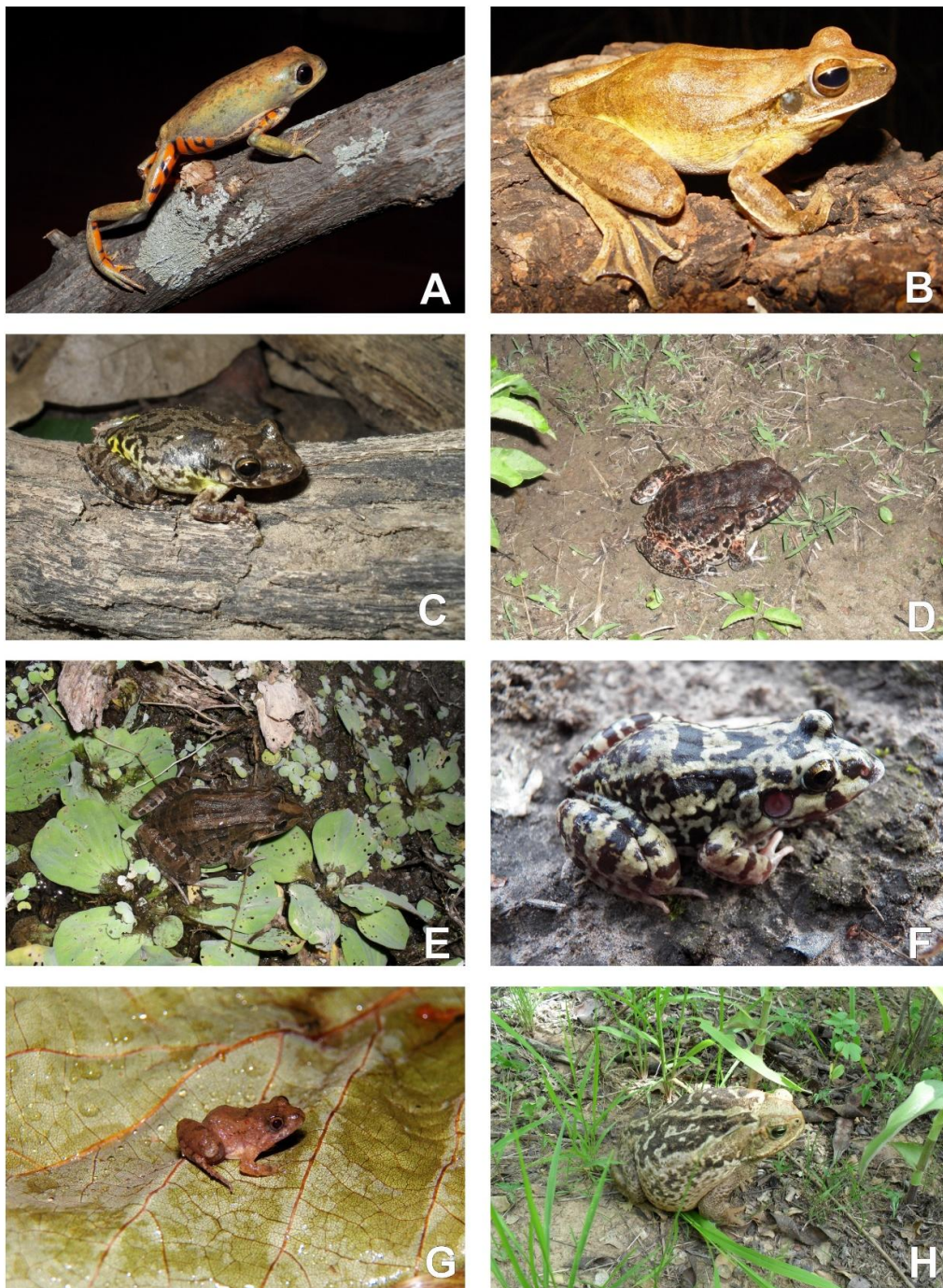


Figura 3. Espécies de anfíbios coletados na Esec de Aiuaba, CE, Brasil. **A** - *Phyllomedusa nordestina*; **B** - *Hypsiboas raniceps*; **C** - *Scinax x-signatus*; **D** - *Leptodactylus vastus*; **E** - *Leptodactylus macrosternum*; **F** - *Leptodactylus troglodytes*; **G** - *Pseudopaludicola pocoto*; **H** - *Rhinella jimi*.



Figura 4. Espécies de lagartos encontrados na Esec de Aiuaba, Ceará. **A** - *Phyllopezus pollicaris*; **B** - *Hemidactylus agrius*; **C** - *Lygodactylus klugei*; **D** - *Coleodactylus meridionalis*; **E** - *Gymnodactylus geckoides*; **F** - *Tropidurus jaguaribanus*; **G** - *Tropidurus hispidus*; **H** - *Mabuya heathi*.



Figura 5. Lagartos, anfisbenas e quelônios registrados na Esec de Aiuaba, Ceará. **A** - *Cnemidophorus ocellifer*; **B** - *Ameiva ameiva*; **C** - *Micrablepharus maximiliani*; **D** - *Vanzosaura rubricauda*; **E** - *Amphisbaena* cf. *vermicularis*; **F** - *Phrynops geoffroyanus*.



Figura 6. Serpentes coletadas na Esec de Aiuaba, Ceará. **A** - *Boa constrictor*; **B** - *Epicrion borapeliotes*; **C** - *Phylodryas nattereri*; **D** - *Oxyrhopus trigeminus*; **E** - *Leptodeira annulata*; **F** - *Micrurus ibiboboca*.

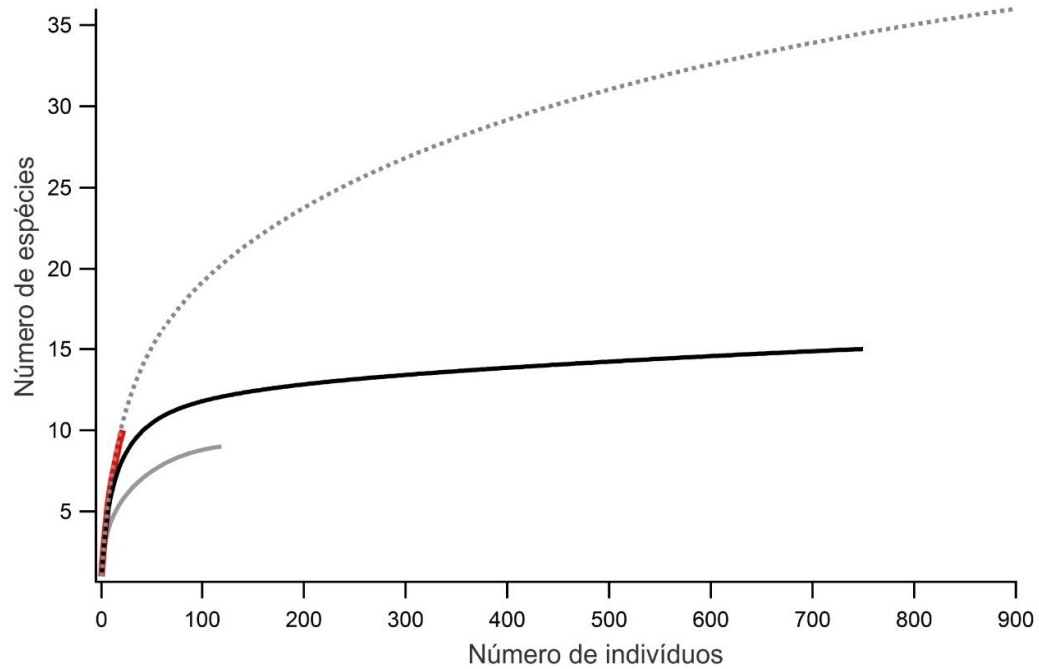


Figura 7. Curva de rarefação baseada na abundância para a riqueza da herpetofauna da Esec de Aiuaba, Ceará. Legenda: anfíbios em cinza, serpentes em vermelho, lagartos em preto e herpetofauna em linha pontilhada.

Capítulo 2

Estrutura da taxocenose de lagartos em uma unidade de conservação na Caatinga no nordeste do Brasil: Estação Ecológica Raso da Catarina - BA

Resumo

Investigamos a existência de padrões de estruturação na dieta e uso de microhabitat de uma taxocenose de lagartos do bioma Caatinga, na Estação Ecológica do Raso da Catarina, BA. Procuramos averiguar a influência dos fatores ecológicos e históricos, na determinação dos padrões de estruturação desta taxocenose na dieta, no uso de microhabitat e na morfometria. Também avaliamos se a variação na estrutura do habitat influencia na composição de espécies na área. A taxocenose está estruturada na dieta e no uso de microhabitat. A Análise de CCA indicou que a variação na estrutura do habitat está relacionada com a presença e/ou ausência de determinadas espécies na área. O teste de Mantel indicou ausência de efeitos históricos na taxocenose para dieta e microhabitat. Contudo, a ordenação canônica filogenética e a análise filogenética de componentes principais indicaram influência histórica e filogenética para microhabitat e morfometria. Para dieta a análise filogenética de componentes principais indicou que os fatores ecológicos e históricos atuam de forma semelhante na taxocenose. A taxocenose não se apresenta estruturada filogeneticamente, contudo os resultados sugerem uma maior tendência à dispersão filogenética com atuação de fatores ecológicos, tais como a competição.

Abstract

We examined here the existence of structure on the trophic and special niche in a assemblage from Caatinga biome, the Estação Ecológica do Raso da Catarina, BA. Besides, we evaluated if the ecological and historical factors influence on the assemblage pattern structure in the spacial, trophic and morphometric niches. We also appraised if the habitat structure variations are responsible to the species composition in the area. The null models revealed that the assemblage is structured by diet and microhabitat. The CCA analysis indicated that the habitat structure is related with the presence or absence of the species in area. The Mantel test revealed absence of historical effects in this assemblage. Nevertheless, the canonical phylogenetic ordination (CPO) and the phylogenetic principal components analysis (pPCA) indicated historical and phylogenetic influences to the microhabitat and morphology. The pPCA indicated that the historical and ecological factors influence at the similar way the analyzed assemblage. With regard to phylogenetic structure, the results suggest a major tendency to phylogenetic overdispersion with the ecological factors actuating.

Introdução

Uma comunidade pode ser definida como um conjunto de populações de espécies diferentes que ocorrem juntas no espaço e no tempo (Begon *et al.* 2006), enquanto uma taxocenose se refere ao conjunto de populações (também coexistentes no mesmo tempo e espaço) relacionadas filogeneticamente (Ricklefs & Miller 1999). A compreensão do fato de que as comunidades podem estar organizadas não aleatoriamente, acabou culminando num dos objetivos centrais da ecologia, que é desvendar quais aspectos influenciam na estruturação das mesmas (Ricklefs 2008). Neste contexto, a ecologia de comunidades busca compreender os processos que atuam na formação e manutenção das comunidades, e que influenciam na distribuição das espécies na natureza e nas diversas formas pelas quais esses grupos podem ser afetados pelo meio abiótico e pelas interações entre populações (Gotelli 1999; Begon *et al.* 2006).

Um dos estudos mais influentes sobre estrutura de comunidades foi desenvolvido por Pianka (1973), no qual ele identifica que a estrutura de uma comunidade compreende sua composição de espécies, a abundância de cada espécie e os vários modos pelos quais os membros dessa comunidade interagem uns com os outros. Ainda, ele sugere que as espécies numa taxocenose de lagartos, em geral, segregam-se na utilização dos recursos disponíveis no ambiente, comumente em pelo menos um dos três principais eixos do nicho: temporal, espacial ou trófico. Finalmente, fatores como alimento, tempo de atividade, microhabitat, predação, competição, heterogeneidade ambiental, ou mesmo uma combinação deles, podem atuar na segregação das espécies simpátricas de lagartos (Pianka 1973; Vitt & Carvalho 1995). Todavia, mesmo que os padrões de coocorrência de espécies sejam notórios e relativamente fáceis de quantificar, determinar as causas para estas associações nem

sempre é uma tarefa fácil. Fatores bióticos, abióticos ou ainda históricos, podem determinar a presença ou ausência de espécies e a abundância de seus membros numa comunidade local (Vitt & Caldwell, 2009).

Inicialmente, os estudos descreviam aspectos de história natural, reprodução, partição de nicho e padrão de uso dos recursos, especificidade no uso de habitats ou microhabitats, entre outros (Pianka 1966, 1969; Pianka 1980; Vitt 1981; Rand 1982; Vitt 1991). Winemiller and Pianka (1990) propuseram o uso dos modelos nulos para verificar se existe organização (uso não aleatório dos recursos) nas taxocenoses, avaliando a presença de estrutura de guildas e a segregação no uso de recursos, especialmente quanto à dieta quanto e ao uso de microhabitat. Eles observaram que os padrões de utilização de recursos em taxocenoses de vertebrados estão organizados dentro dos limites ecológicos (tais como na morfologia e na fisiologia), o que poderia levar à estruturação em guildas devido à competição interespecífica. A partir daí muitos estudos de estrutura de taxocenoses de lagartos foram sendo desenvolvidos, abordando desde aspectos de dieta, nicho espacial e nicho temporal (Vitt & Caldwell 1994; Vitt 1995; Vitt & Carvalho 1995; Vitt & Zani 1996; Mesquita *et al.* 2006a; Mesquita *et al.* 2006b; Mesquita *et al.* 2007; Vitt *et al.* 2007; Ledo 2009; Garda *et al.* 2013b).

Diferentes abordagens para explicar a formação das taxocenoses tem sido utilizadas, estas vão desde os modelos neutros onde assume-se que as espécies com nichos similares devem ser ecologicamente equivalentes (Hubbell 2006), passando pela teoria ecológica (competição-predação-competição) onde diferenças entre espécies são resultado de efeitos recentes na competição, predação, disponibilidade (e partição) de recursos (Schoener 1974b; Schoener 1974a; Connell 1975; Menge & Sutherland 1976; Huey & Pianka 1977), até a hipótese histórica em que pondera-se que as diferenças evolutivas entre as espécies são conservadas no tempo (preferências de nicho),

influenciando na estruturação das comunidades ao longo de sua história evolutiva (Brooks & McLennan 1991; Brooks & McLennan 1993; Webb *et al.* 2002). Soma-se a isso os novos métodos filogenéticos comparativos que foram surgindo, o que permitiu a descoberta de divergências (e/ou semelhanças) ecológicas entre clados de determinados grupos, contribuindo para uma abordagem histórica da estruturação de taxocenoses, na qual outros fatores (como a história filogenética e a biogeografia) devem exercer papéis expressivos na determinação da composição de uma taxocenose (Cadle & Greene 1993; Ricklefs & Schluter 1993; Losos 1996; Brown 1999; Webb 2000).

Além disso, a união entre estrutura filogenética e traços (fenótipo, ecologia, comportamento, morfologia, dentre outros), levando em consideração a história evolutiva e as relações genealógicas das espécies, tem se tornado comum nos últimos anos de forma que vários estudos enfatizando esta abordagem e/ou utilizando-a têm sido desenvolvidos (Ricklefs & Schluter 1993; Webb 2000; Webb *et al.* 2002; Ackerly 2004; Cavender-Bares *et al.* 2004; Chase *et al.* 2005; Cavender-Bares *et al.* 2006; Kraft *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009; Hickerson *et al.* 2010; Jombart *et al.* 2010; Willis *et al.* 2010; Pavoine & Bonsall 2011; Mouquet *et al.* 2012; Godoy *et al.* 2014; Pylon & Burbrink 2014b).

Na região Neotropical, o padrão dos estudos das taxocenoses de lagartos seguiu o mesmo caminho, descrição de espécies, estudo da ecologia, da distribuição de espécies, da história natural e estudo de estrutura de comunidades, não necessariamente nesta sequência (Vanzolini 1974, 1976; Vitt 1985; Vitt 1991; Vitt & Caldwell 1994; Vitt & Carvalho 1995; Vanzolini 2012). Vários estudos sobre a estruturação de taxocenoses de lagartos em diferentes regiões e biomas como Amazônia, Cerrado, e Florestas Sazonalmente Secas também foram realizados (Vitt & Carvalho 1995; Vitt & Zani 1996; Vitt *et al.* 1999; Gainsbury & Colli 2003; Mesquita *et al.* 2006a; Mesquita *et*

al. 2006b; Werneck & Colli 2006). Ainda são raros os estudos com estruturas de taxocenoses através de modelos nulos no bioma Caatinga tanto no que se refere à dieta quanto ao uso do microhábitat (Vitt 1995; Rocha & Rodrigues 2005; Andrade *et al.* 2013), e mais raros ainda os que utilizam uma abordagem histórica (Werneck & Colli 2006) ou filogenética (Werneck *et al.* 2011; Werneck *et al.* 2012).

O objetivo do presente trabalho é analisar a estrutura de uma taxocenose de lagartos em uma unidade de conservação do bioma Caatinga, a Estação Ecológica Raso da Catarina, estado da Bahia, Brasil. Analisamos os aspectos da estrutura desta taxocenose no que se refere à dieta, uso do microhábitat, morfometria, relação com estrutura do microhábitat e padrões de estruturação filogenética. Assim, buscamos responder as seguintes questões: a) A taxocenose é estruturada quanto à dieta? E quanto ao microhábitat? Existe maior influência dos aspectos históricos ou ecológicos? b) As espécies da taxocenose analisada organizam-se de acordo com características estruturais do hábitat, sendo a variação (caso ocorra) explicada por efeitos da história evolutiva das espécies que compõem a taxocenose? c) Qual a força estruturadora das comunidades em determinado local? As espécies são mais dispersas ou agrupadas filogeneticamente?

Material e Métodos

Área de estudo

“O domínio das caatingas brasileiras apresenta natureza de excepcionalidade relevante no contexto climático e hidrológico, de um continente constituído por amplas e sucessivas extensões de terras úmidas (Ab’Saber 2005)”. Esse espaço semiárido ocupa uma área de mais de 800 mil Km² (9,92% do território brasileiro), apresentando uma cobertura vegetal nativa de 518.635 Km², o que equivale a 62,77% da área mapeada do

bioma (MMA, 2007). A vegetação das caatingas pode ser qualificada como de florestas arbóreas ou arbustivas abrangendo, sobretudo, árvores e arbustos baixos, muitos deles com espinhos, microfilia e algumas características xerofíticas (Prado, 2003).

Ao contrário do que se supunha, a região possui um considerável número de espécies endêmicas (Rodrigues 2003). Diversas espécies de animais e de plantas endêmicas têm sido recentemente descobertas e descritas, o que demonstra que o conhecimento zoológico e botânico para a região ainda está subestimado (Casteleti *et al.* 2000). São conhecidas, para a herpetofauna do bioma, 78 espécies de lagartos, 10 de anfisbenídeos, 52 de serpentes, quatro de quelônios, três de crocodilos, 48 de anfíbios anuros e três de Gymnophiona (Rodrigues 2003; Delfim 2012).

A Estação Ecológica Raso da Catarina é uma unidade de conservação de proteção integral e foi criada pelo Decreto nº 89.268 de 03 de janeiro de 1984 perfazendo uma área de aproximadamente 99.772 ha na região do Vale do Rio São Francisco, BA (Figura 1). Encontra-se inserida de ecorregião do Raso da Catarina, que apresenta solos arenosos, profundos e pouco férteis e relevo muito plano, apresentando também *canyons* de afloramento de arenito em sua parte oeste. O clima é semiárido, quente e seco, do tipo BSh, segundo a classificação de Köppen, a precipitação média é de 650 mm/ano em sua parte sul (BA), com o período chuvoso entre dezembro e julho. A vegetação típica é Caatinga arbustiva, mais densa e menos espinhosa que a caatinga observada em regiões de solos cristalinos (Velloso *et al.* 2002; Prado 2003).

Coleta de dados

A coleta de dados foi realizada ao longo de 30 dias entre os meses de março e abril de 2012. Foram instaladas 37 armadilhas de queda com cerca guia (*pitfall traps*

with drift fences) compostas por quatro baldes de 30 litros cada, dispostos em cada vértice de um “Y”, com seis metros cada um e 148 armadilhas de cola (*glue traps*) ao longo de quatro áreas. Três áreas, de caatinga típica semi-arbustiva, estavam localizadas próximas à sede da UC (9° 43’ 53.67” S; 38° 40’ 58.24” W, 603 m de altura). Outra área, de caatinga florestada (ou mata seca), conhecida localmente como Mata da Pororoca (9° 48’ 29.0” S; 38° 29’ 32.04” W, 701 m de altura) estava um pouco mais distante da sede. Maiores detalhes em relação à amostragem podem ser consultadas em Garda *et al.* (2013a).

Realizamos também a procura ativa que consistia na busca das espécies durante transecções do pesquisador (períodos da manhã, tarde e noite). Durante a procura ativa foram vistoriados os microhábitats propícios para o encontro de lagartos como galhos, árvores, troncos caídos, rochas, serapilheira, entre outros. Sempre que um animal era localizado foi realizada a coleta manual. Os hábitats e microhábitats onde os espécimes se encontraram durante a busca ativa foram anotados e posteriormente categorizados.

Para categorizar a estrutura do hábitat em cada um dos 37 *pitfalls* foram mensuradas, sempre pelo mesmo pesquisador, as seguintes variáveis estruturais: 1) proporção de solo exposto; 2) número de árvores; 3) número de arbustos; 4) número de bromélias; 5) cobertura vegetal rasteira; 6) distância da árvore mais próxima; 7) circunferência na altura do peito da árvore mais próxima - CAP; 8) Massa seca do folhígio; 9) cobertura do dossel; 10) densidade total de árvores e 11) número total de troncos caídos.

Para categorizar as variáveis estruturais de hábitat em cada *pitfall* utilizamos um densiômetro, constituído de um quadrado de 50 x 50cm e subdivido em 25 quadrados de 10 x 10cm, para detalhes veja (Vitt *et al.* 2007; Ledo 2009). O densiômetro foi lançado três vezes, sendo uma vez em cada um dos espaços em “V” delimitados pelo vértice de

cada *pitfall* no raio de 6 m da cerca guia e a partir de onde ele caía foram tomadas todas as medidas. As variáveis 1, 5 e 9 foram mensuradas diretamente com o densiômetro, sendo a proporção do número de quadrados preenchidos por mais de 50% com a respectiva variável. Consideramos “árvores” todas as plantas lenhosas com circunferência do caule maior ou igual a 10 cm e altura maior que 120 cm a partir do chão (mesma medida de circunferência para os troncos caídos). Para medir a cobertura de dossel ergui o densiômetro a 1 m da altura do solo e contei quantos quadrados estavam preenchidos com mais de 50% de vegetação. A cobertura vegetal rasteira foi quantificada da mesma forma, mas observando o solo onde porção de quadrados preenchidos por mais de 50% de arbustos era contabilizada. As variáveis 2, 3 e 4 foram também mensuradas três vezes em cada armadilha de queda. Em cada arremesso do densiômetro, uma vareta de 1 m de comprimento foi colocada paralelamente ao chão, com uma de suas pontas no centro do densiômetro, e foi girada em seu próprio eixo 360° graus. Cada vez que a vareta tocava em alguma planta, esta era contabilizada como arbusto ou árvore. A massa seca do folhíço foi coletada logo abaixo de onde o densiômetro caía. O folhíço seco foi peneirado e posteriormente medido com uma balança Pesola®. As variáveis 6 e 7 foram mensuradas a partir da árvore mais próxima do centro do densiômetro. As variáveis 10 e 11 foram mensuradas uma única vez por armadilha considerando-se a contagem apenas dentro de um raio de 6 m a partir do balde central.

Os lagartos coletados também tiveram suas variáveis morfométricas mensuradas, as quais são: comprimento-rostro-cloacal (CRC), comprimento da cauda, comprimento da cauda regenerada (quando havia), largura da cabeça no ponto mais amplo do crânio, comprimento da cabeça (da borda anterior do tímpano até a ponta do focinho), altura da cabeça (no ponto mais alto do crânio), altura e largura do corpo (no meio do tórax),

altura e largura do corpo e comprimento dos membros posteriores. Foi utilizado o paquímetro para mensurar tais variáveis.

Analizamos também todo o conteúdo estomacal dos espécimes coletados. Os estômagos dos animais fixados foram retirados e abertos. Com auxílio de uma lupa, as presas foram identificadas até a menor categoria taxonômica possível, em geral a categoria “Ordem”, ou mesmo outras categorias, quando necessário. O comprimento e largura das presas inteiras foram mensurados com auxílio de um paquímetro, e seu volume estimado através da fórmula do volume de um elipsóide:

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

Onde: c = comprimento da presa (mm); l = largura da presa (mm). As porcentagens volumétricas da cada categoria de presa para os estômagos agrupados foram calculadas e utilizadas nos cálculos de sobreposição alimentar.

O índice de valor de importância (IVI), a título de fornecer informação comparativa para outros estudos, também foi calculado. Sendo:

$$IVI = \frac{F\% + N\% + V\%}{3}.$$

Onde: $F\%$ = porcentagem de ocorrência das presas; $N\%$ = a porcentagem numérica das presas; $V\%$ = porcentagem volumétrica das presas.

Análises estatísticas

Nicho (largura e sobreposição) – A largura do nicho (microhábitat e dieta) foi calculada através do inverso do índice de diversidade de Simpson (Simpson 1949):

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

Onde: p = proporção da categoria microhabitat de categoria i ; n = número de categorias.

A sobreposição de nicho (microhabitat e dieta) foi calculada através da versão da equação de Macarthur & Levis, extraída de (Pianka 1973):

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

Onde: p = proporção de microhabitats da categoria i ; n = número de categorias; j e k = as espécies de lagartos que estão sendo comparadas.

As porcentagens numéricas e volumétricas da cada categoria de presa para os estômagos agrupados também foram calculadas. Para as análises foram utilizados os dados de porcentagem volumétrica das presas ou, quando necessário, o volume bruto de presas.

Para investigar a presença de padrões não aleatórios na sobreposição dos nichos nas taxocenoses foi utilizado o programa ECOSIM versão 7.72 na opção “*Niche Overlap Module*” (Gotelli & Entsminger 2010). Para cada uma das análises os dados são organizados numa matriz na qual cada espécie está disposta na linha e cada categoria da variável escolhida está numa coluna. A matriz é reamostrada para produzir dados aleatórios que podem ser esperados na ausência de estrutura. Foram utilizadas as opções “*Pianka's niche overlap index*” e “*Randomization Algorithm 2*” no programa Ecosim. O algoritmo de aleatorização RA2 substitui a variável escolhida na matriz original com um número uniforme entre 0 e 1, mas retém a estrutura zero na matriz. A opção “*user defined*” no default foi utilizada para inserir disponibilidade de presas (eletividade) na análise (Lawlor 1980). Define-se o índice de eletividade como:

$$e_{ij} = p_{ij} / R_j.$$

Onde: p_{ij} = a utilização do recurso j pela espécie i ; R_j = a abundância relativa do recurso j , definida aqui como a porcentagem volumétrica das presas por espécie.

Estrutura filogenética - (MNTD, MPD, NRI e NTI) As métricas de diversidade filogenética (PD), a distância filogenética média entre todos os pares possíveis de táxons na comunidade (MPD), a distância filogenética média do vizinho mais próximo (MNPd), além de suas respectivas formas estandardizadas, o índice de parentesco líquido (NRI) e o índice líquido de táxon mais próximo (NTI) (Faith 1992; Webb 2000; Webb *et al.* 2002) foram calculadas para a taxocenose. A significância dos valores gerados foi testada pela comparação entre os valores obtidos dos índices (PD, MPD e MNTD com modelos nulos de distribuição (funções “ses.pd”, “ses.mpd” e “ses.mnpd” e o argumento “taxa.label” para os modelos nulos) gerados por 10000 aleatorizações. Utilizamos os pacotes “Ape” e “Picante” (Paradis *et al.* 2004; Kembel *et al.* 2010) no programa R versão 3.1.1 (Team 2014).

Papel histórico – Para acessar o papel histórico nesta taxocenose, no que se refere à dieta, ao microhabitat e à morfometria, foram realizadas três análises. Primeiro foi realizada uma análise de ordenação filogenética. Giannini (2003) propõe um método filogenético comparativo que se destina a explicar os efeitos filogenéticos com base em grupos monofiléticos. O método se encaixa no modelo geral de uma regressão, onde Y representa uma matriz de dados comparativos sobre o *taxa* medido e X representa uma estrutura de árvore filogenética para os táxons. A ordenação canônica filogenética (CPO) é uma modificação da análise de correspondência canônica (CCA), um método de ordenação restrito que promove a ordenação de um grupo de variáveis de tal forma que sua associação com um segundo grupo de variáveis é maximizada. A significância da associação é testada através de aleatorizações de um ou ambos os grupos de dados. Esta análise consiste em encontrar o subconjunto de grupos (colunas X) que melhor

explica a variação em Y, usando a análise de correspondência canônica associada a permutações com o teste de Monte Carlo. Por sua vez, a abordagem permite a detecção de efeitos históricos significativos que, caso contrário, poderiam ser deixados de lado. Este método é apontado como uma alternativa ou complemento aos métodos filogenéticos comparativos que incluem, basicamente, a árvore inteira na análise comparativa. As primeiras variáveis que se mostraram significativas foram incluídas no modelo com o objetivo retirar, caso haja, uma influência direta destas variáveis nas subsequentes, facilitando avaliar o resultado obtido.

Foi realizado também um teste de Mantel para determinar se existe influência da proximidade filogenética entre os táxons na sobreposição do uso de recursos (dieta e microhabitat). Diferentemente da CPO, que compara a associação filogenética em cada nó da árvore filogenética, o teste de Mantel aponta a associação entre duas matrizes quadradas e simétricas obtidas para o mesmo conjunto de observações apresentando deste modo um resultado mais generalizado (Sokal 1979; Diniz-Filho 2000).

Finalmente, também foi realizado o método descrito em Jombart *et al.* (2010), a análise filogenética de componentes principais (*Phylogenetic principal component analysis* - pPCA). Esse método utiliza a informação filogenética para descobrir as principais estruturas filogenéticas observáveis em dados multivariados associados a uma filogenia, sintetizando um conjunto de traços em algumas variáveis que expõem as estruturas filogenéticas globais ou locais. Para esta análise foi utilizado o pacote *adephylo* (Jombart & Dray 2009) no software R (Team 2014). Utiliza-se uma matriz **X** contendo os traços quantitativos p medidos para n taxa e uma matriz **W** dos pesos da filogenia utilizados no cálculo do índice de Moran (I). O objetivo da pPCA é encontrar combinações lineares de traços (colunas de **X**) com uma ampla variância e exibindo estrutura filogenética local ou global. Os autovalores amplos correspondem, em geral, a

mais ampla variância e à um forte e positivo I, o que indica estruturação global (variação no estado dos traços próxima à raiz). Por outro lado, os autovalores mais baixos (mais negativos) correspondem a uma alta variância e alto e negativo I, indicando estruturação local (variação no estado dos traços próxima às pontas).

Esta análise detecta os valores não-independentes das variáveis em relação à relação filogenética (autocorrelação filogenética) entre as espécies. A autocorrelação positiva é denominada de estrutura global, sendo resultado dos padrões globais de similaridade entre os *taxa* próximos à raiz da árvore. Já a autocorrelação negativa, denominada de estrutura local, corresponde às diferenças entre espécies próximas nos braços da filogenia. Nas outras ordenações de espaço reduzido os autovalores indicam a quantidade de estrutura expressada por cada variável sintetizada (Jombart *et al.* 2010). As análises de pPCA foram realizadas para dieta, microhabitat e morfometria.

A matriz de filogenia das espécies da Esec Raso da Catarina, BA, inserida na análise de pPCA e também na análise de estrutura filogenética foi baseada em Pyron and Burbrink (2014a) sendo que as espécies que não se encontravam na filogenia foram substituídas pelas espécies mais aparentadas presentes na árvore filogenética citada. Deste modo, temos as seguintes substituições: *Anotosaura vanzolinia* por *Anotosaura collaris*; *Acratosaura mentalis* por *Colobosaura mentalis*; *Cnemidophorus nigrigula* por *C. ocellifer*; *Enyalius bibronii* por *E. billineatus*; *Gymnodactylus geckoides* por *Bogertia lutzae* e *Tropidurus semitaeniatus* por *Tropidurus hygomi*.

Variação estrutural do habitat - Realizamos uma análise de correspondência canônica (CCA) para testar a associação entre a captura das espécies de lagartos e as variáveis estruturais de habitat. Para tal, utilizamos duas matrizes: uma matriz de espécies (dependente), contendo as espécies de lagartos nas colunas e os *pitfalls* nas linhas, sendo que cada célula possui o valor bruto de indivíduos capturados no determinado

conjunto para aquela espécie. A segunda matriz (preditora) de dados estruturais do habitat, contém os *pitfalls* nas linhas, e as variáveis de habitat nas colunas, e em cada célula temos o valor da variável de hábitat para o determinado *pitfall*.

Utilizamos o *software* CANOCO versão 4.5 (Ter Braak & Smilauer 2002), com 9999 aleatorizações no teste de permutação de Monte Carlo, e as seguintes opções “*symmetric scaling*”, “*biplot scaling*”, “*species data not transformed*” e “*rare species downweighted*” no programa. As primeiras variáveis significativas foram incluídas no modelo com o objetivo de retirar, caso haja, uma influência direta destas variáveis nas subsequentes, do mesmo modo que na CPO.

Morfometria - A partir das medidas tomadas para todas as espécies (comprimento-rostro-cloacal, comprimento da cauda, largura da cabeça no ponto mais amplo do crânio, comprimento da cabeça da borda anterior do tímpano até a ponta do focinho, altura da cabeça no ponto mais alto do crânio, altura e largura do corpo no meio do tórax, altura e largura do corpo e comprimento dos membros posteriores) realizamos a média de cada medida por espécie.

A partir da média de cada medida por espécie os dados foram logaritmizados para retirar a variação entre o tamanho das espécies. A partir daí as análises de CPO e pPCA (como acima explicadas) foram realizadas para os dados morfométricos.

Resultados

Composição de espécies

A taxocenose de lagartos do Raso da Catarina compreende 19 espécies distribuídas em 10 famílias, Gymnophthalmidae: *Acratosaura mentalis*, *Anotosaura vanzolinia* e *Psilophthalmus paeminus*; Gekkonidae: *Gymnodactylus geckoides* e *Hemidactylus brasiliensis*; Iguanidae: *Iguana iguana*; Leiosauridae: *Enyalius bibronii*; Phyllodactylidae: *Lygodactylus klugei* e *Phyllopezus pollicaris*; Polychrotidae: *Polychrus acutirostris*; Scincidae: *Mabuya heathi* e *Mabuya macrorhyncha*; Sphaerodactylidae: *Coleodactylus meridionalis*; Teiidae: *Ameiva ameiva*, *Cnemidophorus nigrigula*, *Tupinambis merianae*; e Tropiduridae: *Tropidurus cocorobensis*, *Tropidurus hispidus* e *T. semitaeniatus*.

As informações referentes à eficiência de amostragem podem ser encontrados em Garda *et al.* (2013a).

Dieta

Foram analisados 382 estômagos correspondentes a 15 das 19 espécies coletadas (19 estômagos vazios; 4,97%) e foram identificadas 3882 itens alimentares divididos em 27 categorias numéricas e 24 categorias volumétricas de presas. As espécies com menos de 3 indivíduos não tiveram seus estômagos retirados, são elas: *Polychrus acutirostris*, *Iguana iguana*, *Tupinambis merianae* e *Ameiva ameiva*.

A largura de nicho (dieta) das espécies desta taxocenose variou de 1,19 em *Lygodactylus klugei*, a espécie mais especialista, a 7,32 em *Tropidurus cocorobensis*, a mais generalista (Tabela 1). A largura de nicho alimentar média da taxocenose, que corresponde à disponibilidade de presas, foi de 9,10 enquanto que a largura de nicho

média correspondeu à 3,53 o que demonstra que as espécies ainda estão consumindo menos que o disponível para a taxocenose.

Quanto à composição da dieta das espécies na Esec Raso da Catarina- BA, a partir do índice de valor de importância (IVI), observamos que para *A. mentalis* os dois tipos de presa mais representativos na dieta são os escorpiões e os ortópteros. Para *A. vanzolinia* as presas mais importantes foram os cupins e as larvas de inseto.

Psilophthalmus paeminus apresentou altos valores de IVI para aranhas principalmente. A principal categoria consumida pelas três espécies do gênero *Tropidurus* na taxocenose foram as formigas. Os Scincidae *M. heathi* e *M. macrorhyncha* diferiram na categoria mais importante de presa, sendo os cupins e as aranhas, respectivamente, os mais consumidos em termos de IVI por cada espécie. *Phyllopezus pollicaris* apresentou como presas importantes besouros e quilópodes além dos ortópteros. *Enyalius bibronii* consumiu principalmente besouros e ortópteros enquanto que *G. geckoides* apresentou os cupins como presa mais representativa. *Lygodactylus klugei* consumiu principalmente formigas, enquanto que o geconídeo *H. brasiliensis* consumiu mais baratas em sua dieta (para detalhes veja Tabela 2).

Em termos volumétricos, a categoria de presa mais consumida pela taxocenose como um todo foi Orthoptera (19,04%) seguida por Isoptera (13,86%) e Scorpionida (13,41%) (Figura 2).

A análise de sobreposição alimentar mostrou que as maiores sobreposições foram entre *P. pollicaris* e *L. klugei* (0,93), *M. macrorhyncha* e *A. vanzolinia* (0,7) e *Acratosaura mentalis* e *Anotosaura vanzolinia* (0,64), sendo que os valores de sobreposição para a taxocenose como um todo foram relativamente baixos com mais de 50% dos valores abaixo de 0,1 (Tabela 3). A partir da observação do ranqueamento dos valores de média e desvio padrão de sobreposição de nicho alimentar observamos que a

média decai já a partir do segundo ranque e o desvio padrão apresenta uma leve convexidade indicando a presença de guildas na taxocenose (Figuras 3 e 4). Espécies como *L. klugei* já decaem bruscamente o índice de sobreposição a partir do segundo ranque, as outras espécies apresentam decaimento gradual a partir do segundo ranque.

A análise de pseudocomunidades mostrou que a taxocenose encontra-se estruturada (índice de sobreposição observado= 0,14; $p=0$) o que é corroborado pelos baixos índices de sobreposição entre as espécies que compõem a taxocenose demonstrando que realmente as espécies segregam-se em relação ao tipo de presa consumida.

O teste de mantel (r de mantel= -0,24; $p=0,98$) não revelou a existência, de um modo global, de influência histórica na organização da taxocenose quanto ao nicho alimentar. Assim como o teste de mantel, a CPO também não revelou influência do componente histórico na dieta para nenhum dos 13 nós da árvore correspondente a taxocenose de lagartos da Esec Raso da Catarina, BA (Figura 5).

A análise de pPCA revelou autovalores similares entre o componente filogenético e o componente ecológico, indicando que a influência da filogenia e da ecologia teriam um peso semelhante na organização desta taxocenose no que se refere ao nicho alimentar (Figura 6). Os maiores autovalores do componente global (histórico) se concentraram no clado Gekkota (principalmente para *L. klugei* e *H. brasiliensis*) enquanto os autovalores mais negativos estão relacionados aos Gymnophthalmidae (*Acratosaura mentalis* e *Anotosaura vanzolinia*), o que poderia indicar uma possível influência filogenética nestes clados no consumo de presas, contudo, isso não foi confirmado pelas outras análises (CPO e Mantel). As ordens Orthoptera e Blattodea são as que mais influenciam o componente global (histórico) positivamente, enquanto Scorpiones e larva de inseto influenciam negativamente. Quanto ao componente local

(ecológico), novamente Orthoptera juntamente com Chillopoda e Scorpiones influenciam positivamente e Blattodea e Hemiptera negativamente.

Microhábitat

No que se refere ao microhábitat as espécies foram classificadas em nove categorias diferentes: **árvore/arbusto** (foram alocados os indivíduos que se encontravam em geral em galhos ou troncos de árvores vivas e arbustos e/ou nas armadilhas de cola colocadas em galhos ou troncos das mesmas); **associado à bromélia** (estão os espécimes que foram encontrados em bromeliáceas, agaváceas ou plantas de aspecto semelhante, tanto entre suas folhas, caule, muito próximas a sua base, ou mesmo nas armadilhas de cola colocadas nestas plantas); **cactácea** (muitos indivíduos foram encontrados nos galhos de mandacarus, em cima de coroas-de-frade, e por ser um microhábitat diferenciado devido ao aspecto espinhoso das plantas, eles foram agrupados nesta categoria); **cupinzeiro** (indivíduos dentro ou sobre cupinzeiros); **edificações humanas** (espécimes encontrados em muros de casas, construções, sobre tijolos, cercas, postes, entre outros ambientes associados a áreas antrópicas); **rocha** (afloramentos rochosos, espaços entre rochas, frestas, entre uma rocha outra, embaixo de pedras, etc); **serapilheira** (corresponde à camada superior ao solo onde se encontra o material em diferentes estágios de decomposição como folhas, galhos, etc); **solo exposto** (refere-se ao solo descoberto, sem camada de serapilheira, sem gramíneas ou quaisquer camadas, Esec Raso da Catarina o solo exposto, em geral, corresponde à areia, já que o solo é bastante arenoso) e **tronco caído** (sobre ou sob troncos caídos de árvores e/ou arbustos mortos em decomposição ou não).

Em termos de utilização de microhabitat observamos que a categoria serapiheira foi mais utilizada pelas espécies *Cnemidophorus nigrigula* (81,13%), *Coleodactylus meridionalis* (100%) e *Tropidurus cocorobensis* (71%). *Iguana iguana*, *Lygodactylus klugei* e *Polychrus acutirostris* utilizaram extritamente a categoria árvore. *Mabuya heathi* (91%) e *Mabuya macrorhyncha* (95%) utilizaram em sua maioria o microhabitat associado à bromélia. *Phyllopezus pollicaris* (83%), *Tropidurus hispidus* (38%) e *Tropidurus semitaeniatus* (94%) ocorrem em rochas na maioria dos registros. *Enyalius bibronii* (37%), *Psilophthalmus paemosus* (100%) e *Tupinambis merianae* (50%) utilizaram em sua maioria a categoria solo exposto, enquanto *Gymnodactylus geckoides* foi registrado mais em áreas de solo exposto (50%).

Os valores de sobreposição de nicho espacial entre as espécies variaram de zero a um, mas em geral foram baixos. As maiores sobreposições foram observadas entre *Cnemidophorus nigrigula* e *Coleodactylus meridionalis* (0,99), *Iguana iguana* e *Lygodactylus klugei* (1), *Iguana iguana* e *Psilophthalmus paemosus* (1), *Mabuya heathi* e *Mabuya macrorhyncha* (1), *Psilophthalmus paemosus* e *Lygodactylus klugei* (1), *Tropidurus cocorobensis* e *Cnemidophorus nigrigula* (0,98) *Tropidurus cocorobensis* e *Coleodactylus meridionalis* (0,98) e entre *Tropidurus semitaeniatus* e *Psilophthalmus paemosus* (0,99) (Tabela 4).

Quanto à largura de nicho também obtivemos valores baixos, e observamos tanto espécies mais especialistas como *L. klugei* e *I. iguana* (arborícolas), *C. meridionalis* e *P. paemosus* (serapilheira), quanto mais generalistas como *T. hispidus*, *E. bibronii* e *G. geckoides*. A largura de nicho média das espécies (1,79) não se mostrou muito próxima à largura de nicho média da taxocenose (disponibilidade de microhabitats) (3,87).

A análise de pseudocomunidades revelou estruturação quanto ao nicho espacial (índice de sobreposição observado= 0,23; índice de sobreposição simulado= 0,30; $p=0,0004$) mesmo quando retiradas as espécies ($n \leq 3$, *Coleodactylus meridionalis*, *Hemidactylus brasiliensis*, *Iguana iguana*, *Polychrus acutirostris* e *Psilophthalmus paeminus*) com poucos registros de microhabitat (índice de sobreposição observado= 0,24; $p=0,0006$).

A taxocenose em geral apresentou rocha (39,92%) como microhabitat mais comumente utilizado, seguido de serapilheira (26,86%) e do microhabitat associado à bromélia (11,19%). Com tudo, estas porcentagens podem estar intimamente associadas ao número de visitas em cada área contendo os microhabitats específicos, já que rocha, por exemplo é um microhabitat bastante abundante na área.

Assim como para a dieta, o teste de mantel (r de mantel= -0,19; $p=0,97$) não revelou influência histórica na organização da taxocenose quanto ao nicho espacial. A análise de CPO, para os 14 nós analisados mostrou valores significativos apenas em dois (Scincoidea, $p=0,01$) e no nó mais interno de Iguania ($p=0,05$; compreendendo *E. bibronii*, *P. acutirostris* e *I. iguana*) (Figura 5).

As análises de pPCA indicam uma influência filogenética maior do que a influência ecológica na utilização do microhabitat da taxocenose analisada (Figura 6). Para o componente global (filogenético), observamos que as duas espécies do gênero *Mabuya* utilizam o microhabitat bromélia de modo diferenciado de todo o restante das espécies da taxocenose, apresentando os escores mais negativos, sendo que este microhabitat também mostra-se importante para *Hemidactylus brasiliensis*. *Enyalium bibronii*, *I. iguana* e *P. acutirostris* apresentam o mesmo padrão para o componente global. Esses resultados corroboram com o que observamos na CPO, principalmente para os clados Scincoidea e Iguania.

Para o componente local (ecológico), no que se refere as variáveis mais estruturadas, observamos que espécies de diferentes clados (*T. cocorobensis*, *C. nigrigula* e *C. meridionalis*) compartilham preferência pelo microhabitat de serapilheira (Figura 6).

Variação estrutural de hábitat

Um resumo das características estruturais de cada *pitfall* é mostrado na tabela 5. Baseados nas 9999 permutações do teste de Monte Carlo e no primeiro eixo canônico, observamos que existe associação significativa entre a estrutura do hábitat e a composição de espécies da Esec do Raso da Catarina (*eigenvalue* = 0,35; $F = 5,08$; $p = 0,003$). Ainda, para todos os eixos canônicos também observamos significância (*trace* = 0,81; $F = 1,48$; $p = 0,01$). O primeiro eixo canônico explicou 43,2 % da variação da relação espécie-ambiente e 17,5 % da variação total dos dados das espécies.

As variáveis estruturais que se mostraram mais significativas foram massa do folhíço (25,49%), número de bromélias (19,74%) e CAP (19,47%), veja tabela 6. As mesmas foram incluídas, uma a uma na análise passo a passo da CCA para que a importância relativa de cada variável fosse verificada. Verificamos que as características do ambiente separam-se entre a área de mata (mais florestada, denominada Mata da Pororoca) e área aberta quando plotamos as variáveis de estruturação do hábitat e as armadilhas de queda (Figura 7).

Coleodactylus meridionalis foi a espécie que se mostrou associada às variáveis que categorizam um ambiente mais florestado, como massa do folhíço, dossel, CAP e número de árvores. *Anotosaura vanzolinia* apresentou relação com a cobertura do solo por serapilheira. *Cnemidophorus nigrigula* está associado aos ambientes mais abertos,

mostrando-se relacionado as variáveis como solo exposto e distância da árvore mais próxima. *Lygodactylus klugei*, *H. brasilianus*, *M. macrorhyncha*, *G. geckoides* *Tropidurus cocorobensis* mostraram-se associados à presença de bromélias. *M. heathi* e *Psilophthalmus paeminus* associaram-se ao número de arbustos e à cobertura vegetal rasteira. *Enyalius bibronii* ao número de árvores e de troncos caídos (Figura 8).

Estrutura filogenética

A análise de estrutura filogenética, utilizando o pool de 35 espécies amostradas nas áreas de Caatinga (Capítulo 1) revelou uma diversidade filogenética igual a 1618,52 que, entretanto, não se mostra diferente do esperado ao acaso. Os valores de NTI (-0,25) e NRI (-0,67) apresentaram-se negativos, porém também não são diferentes do esperado ao acaso. Desta forma podemos concluir que a taxocenose não se encontra filogeneticamente estruturada e apenas inferir uma possível dispersão filogenética devido à exclusão competitiva na mesma.

Morfometria

Ao analisar os dados morfométricos por meio da CPO, escolhendo manualmente os clados para definir melhor o modelo que explica a variação observada observamos influência histórica significativa apenas em um dos treze nós: Iguania, que para esta taxocenose engloba as espécies *T. hispidus*, *T. cocorobensis*, *T. semitaeniatatus* e *E. bibronii* (Figura 5). Todavia, o teste de Mantel não revelou nenhuma influência histórica significativa no padrão morfológico da taxocenose (r de Mantel= 0,01; $p=0,39$).

A análise filogenética de componentes principais (pPCA) demonstrou que o componente filogenético tem uma importância maior do que o componente ecológico no que se refere a morfologia das espécies da taxocenose estudada. O componente global revelou que as menores espécies de lagartos *A.vanzolinia*, *P. paeminus*, *L. klugei*, e *C. meridionalis*, provavelmente aquelas com diferente história de vida, separam-se das maiores de forma que elas apresentam escores altos e positivos e espécies maiores tais como os *Tropidurus cocorobensis*, *T. hispidus*, *T. semitaeniatus*, *I. iguana*, *Enyalius bibronii* e *C. nigrigula*. A variável que mais influencia o componente global é o tamanho do corpo enquanto que a variável que mais influencia o componente local é a largura da cabeça. Para o componente local observamos que *T. semitaeniatus* apresenta o escore positivo, provavelmente relacionado à largura do corpo. Esta espécie apresenta uma diferenciação acentuada em relação as suas espécies irmãs de modo que apenas variável o comprimento da cauda mostra-se semelhante as das outras espécies. *Coleodactylus meridionalis* apresenta um escore alto e positivo diferentemente dos outros Gekkota que, quando positivos como em *L. klugei*, apresentam menor valor.

Discussão

Dieta - Sabe-se que o nicho trófico ao longo da história evolutiva dos Squamata é uma característica altamente conservada, sugerindo forte influência filogenética (Losos *et al.* 2003; Vitt *et al.* 2003; Vitt & Pianka 2005; Sites *et al.* 2011). Em muitos casos, as pequenas variações no consumo de presas das espécies que habitam áreas tropicais, onde a produtividade é sujeita a umidade local ou aos períodos de precipitação podem ser atribuídas as variações na disponibilidade de presas ou à sazonalidade das mesmas (Janzen & Schoener 1968; Dunham 1983). Para as espécies componentes desta taxocenose, observamos pouca alteração no consumo de presas quando comparamos

com dados das mesmas espécies de outras populações neotropicais ou mesmo quando comparadas as espécies mais aparentadas, indicando assim um alto conservatismo de nicho trófico em sua maioria (Vitt & Pianka 2005).

Em *Acratosaura mentalis* observamos o consumo principalmente de larva de inseto, ortópteros, escorpiões, baratas, cupins e besouros. Pedrosa (2014), no Parna do Catimbau, PE, registrou também outros itens como hemípteros e himenópteros.

Anotosaura vanzolinia consumiu sobretudo aranhas, coleópteros, isópteros e larvas de insetos. Oliveira and Pessanha (2013), em Campina Grande, PB, reportaram mais itens alimentares, incluindo os aqui citados, do que os consumidos pela espécie na Esec Raso da Catarina. *Psilophthalmus paeminus* consumiu aranhas, baratas, hemípteros, isópteros, larvas de inseto e ortópteros, semelhantemente à dieta dos outros gymnophthalmídeos supracitados, ou espécies como *Notobachia ablephara* nas Dunas do São Francisco, BA (Rocha & Rodrigues 2005).

O teídeo *Cnemidophorus nigrigula* apresentou maior consumo de isópteros seguido de ortópteros e aranhas, semelhante a outras congêneras na Caatinga (Dias & Rocha 2007; Cavalcanti 2014; Galdino 2014; Pedrosa 2014) e Cerrado (Mesquita *et al.* 2003; Mesquita *et al.* 2006a). Rocha and Rodrigues (2005) e Sales *et al.* (2012) também observaram o consumo destas categorias, para *Cnemidophorus* sp. nov. e para *C. aff. ocellifer*, contudo, as larvas de inseto, foram as mais consumidas. Na Esec Raso da Catarina as larvas de inseto foram a quarta categoria de presa mais representativa volumetricamente, sendo isso possivelmente uma diferença na disponibilidade deste item alimentar em diferentes localidades, na taxocenose da Esec do Seridó, por exemplo (Capítulo 1), a categoria de presa mais consumida por *C. ocellifer* foi larva de inseto.

Entre os scincídeos, as presas consumidas também foram semelhantes ao relatado em outros estudos em áreas de Caatinga e Cerrado (Vitt 1995; Mesquita *et al.*

2006a; Pedrosa 2014). *Mabuya heathi* (isópteros, ortópteros e baratas) não consumindo apenas o item larva de inseto como registrado como presa para a espécie em Mesquita *et al.* (2006a). Vitt (1995) também registrou o consumo de larvas de inseto por *M. heathi*. As espécies do gênero *Tropidurus*, forrageadoras do tipo senta-e-espera, apresentaram uma dieta generalista como já relatado para espécies congênicas (Vitt 1993; Vitt & Caldwell 1993; Vitt & Carvalho 1995; Vitt *et al.* 1997; Van Sluys *et al.* 2004), estas apresentaram baixa sobreposição de nicho entre si, que pode ser explicado pela generalidade de presas que as mesmas consumiram (formigas, hemípteros, himenópteros, coleópteros, material vegetal, larva de inseto, entre outros).

As espécies do grupo Gekkota, *Coleodactylus meridionalis*, *Gymnodactylus geckoides*, *Hemidactylus brasiliensis*, *Lygodactylus klugei*, *Phyllopezus pollicaris* em geral não apresentaram alta sobreposição de nicho entre si. Apenas *Phyllopezus pollicaris* e *Lygodactylus klugei* apresentam-se altamente sobrepostos (0,93), contudo as espécies se diferenciam quanto ao nicho temporal sendo uma noturna e a outra diurna, respectivamente o que enfraquece a competição por alimento entre as mesmas.

Lygodactylus klugei consumiu em termos de frequência mais coleópteros, formigas e hemípteros sendo os ortópteros foram os mais importantes volumetricamente. O resultado se mostrou similar ao encontrado por alguns autores em áreas dos municípios de Exu-PE, Pentecoste-CE, Parna Serra da Capivara-PI e Parna do Catimbau-PE (Vitt 1995; Galdino *et al.* 2011; Cavalcanti 2014; Pedrosa 2014), contudo estes estudos também relatam o consumo de isópteros como importante para a espécie o que não foi observado aqui, o pode ter se dado ao n baixo de indivíduos com dieta analisada (n=7), ou mesmo à diferença de disponibilidade de presas nas áreas.

Coleodactylus meridionalis apresentou como presa mais importante os ortópteros (volume) seguido de aranhas e larvas de insetos, além dos isópteros

numericamente. Para a espécie congênica *C. natalensis* foi observado um alto consumo de isópodos, aranhas mas também observados ortópteros e hemípteros na dieta (Werneck *et al.* 2009; Sousa 2010; Lisboa *et al.* 2012). *Hemidactylus brasiliensis* apresentou preferência por baratas, ortópteros, aranhas, diplópodes e hemípteros (Rocha & Rodrigues 2005; Mesquita *et al.* 2006a). Já foi descrito para a espécie uma dieta variada com alto consumo, principalmente, de larvas de inseto o que não foi observado em nosso estudo (Rocha & Rodrigues 2005; Menezes *et al.* 2013) e foi observado também alto consumo de cupins (Cavalcanti 2014). Isto demonstra que a espécie é bastante plástica (apesar de sua baixa largura de nicho quando comparada a outras espécies) quanto à dieta, e essa variação pode ocorrer devido a variação na disponibilidade de alimento nos diferentes locais onde foram feitos os registros da espécie.

Observamos que a taxocenose encontra-se organizada quanto ao nicho alimentar de forma que as espécies, em geral, apresentam baixos valores de sobreposição de nicho mesmo que seja em táxons mais próximos. Isto já foi observado em outras taxocenoses da Caatinga em recentes estudos, ainda não publicados (Cavalcanti 2014; Galdino 2014; Pedrosa 2014), e em um estudo sem a análise de pseudocomunidades verifica-se uma certa divisão de recursos e eletividade no uso dos mesmos entre as espécies (Rocha & Rodrigues 2005).

A estruturação encontrada na dieta, aliada a ausência de efeito histórico (baseados na CPO, teste de Mantel e pPCA) e à ausência de estruturação filogenética, demonstram que os efeitos ecológicos devem exercer grande influência na organização desta taxocenose. Provavelmente, os fatores recentes (as interações ecológicas) podem gerar uma maior divergência local em caracteres ecológicos, para evitar competição, permitindo assim a coexistência destas espécies numa escala local (Pianka 1973;

Winemiller & Pianka 1990; Brooks & McLennan 1991; Werneck *et al.* 2009), podendo ser determinantes na estrutura desta taxocenose.

Os recursos neste caso podem ser limitantes de modo que as espécies segregam no tipo de recurso consumido para evitar competição. Contudo, vale ressaltar que efeitos históricos e ecológicos não atuam separadamente no processo evolutivo das espécies. Vitt (1995) também verificou segregação de recursos entre lagartos da Caatinga, apesar de indicar o componente histórico como determinante para tal. Estudos mais recentes na Caatinga, ainda não publicados, evidenciaram tanto estruturação quanto ao nicho alimentar sem influência direta do componente histórico (Galdino 2014; Pedrosa 2014), como com influência do componente histórico (Cavalcanti *et al.* 2014), sugerindo que a influência de fatores ecológicos pode variar especialmente e/ou sazonalmente (Winemiller & Pianka 1990).

Microhábitat – No que se refere ao nicho espacial também observamos um uso semelhante de microhábitats pelas espécies da Esec Raso da Catarina e as mesmas espécies (ou suas congênericas) em outras áreas o que indica possível conservatismo de nicho também no uso do microhábitat nesta taxocenose.

Os Iguania arborícolas como *Iguana iguana* e *P. acutirostris* ou semi-arborícolas como *Enyalius bibronii* apresentaram padrão semelhante ao já publicado de uso de microhábitat em áreas de Caatinga (Vitt & Lacher 1981; Vitt 1995) ou mesmo a espécies congênericas de Mata Atlântica (Liou 2008; Barreto-Lima *et al.* 2013). O Gekkonidae *Lygodactylus klugei*, restringiu-se ao uso de árvores como microhábitat, corroborando com Andrade *et al.* (2013), considerada como especialista em microhábitat em área de Caatinga, na Esec do Seridó, RN. *Phyllopezus pollicaris*

utilizou principalmente rochas como já relatado por outros autores (Andrade *et al.* 2013; Freitas 2014) assim como *Tropidurus semitaeniatus*, espécie bastante associada ambientes saxícolas (Rodrigues 2003; Ribeiro 2010; Ribeiro 2012; Andrade *et al.* 2013).

Quanto a sobreposição do nicho espacial entre as espécies da taxocenose observamos que houve sobreposição total de nicho entre as espécies arborícolas *L. klugei* e *I. iguana*, contudo, ambas não consomem o mesmo tipo de presa sendo uma herbívora e a outra não. Além disso, as espécies são bastante diferentes em sua morfologia (tamanho e forma do corpo) o que as propicia encontrar e ocupar diferentes espaços nas arvores nas quais elas se encontram.

Tropidurus cocorobensis e *Cnemidophorus nigrigula* apresentaram alta sobreposição em relação ao uso de serapilheira. *T. cocorobensis*, em geral, é uma espécie terrestre e psamófila, ou seja, apresenta-se associada a ambientes arenosos (Rodrigues 2003). Na Esec Raso, da Catarina esta espécie foi observada na serapilheira de solos arenosos na maioria dos registros. *C. nigrigula*, apesar de ser uma espécie com poucos trabalhos publicados apresenta o uso de microhábitats semelhantes as espécies congêneras como *C. ocellifer* (Mesquita *et al.* 2003; Rodrigues 2003; Vitt *et al.* 2007) sendo uma espécie de em geral de hábito generalista quanto ao microhabitat.

A alta sobreposição entre *M. macrorhyncha* e *M. heathi* era esperada já que ambas são espécies próximas. Ambas estão associadas principalmente a ambientes com bromélias. Esses microhábitats eram bastante comuns na área de estudo e acabam podem servir como proteção (devido aos espinhos) criando também um microclima mais úmido (água acumulada) e proporcionando oferta de presas (*e.g.* invertebrados) (Ribeiro 2012). Apesar da alta sobreposição de microhabitat, para a dieta observamos baixa sobreposição com as presas principais consumidas por cada espécie sendo

diferentes, o que pode indicar uma possível complementariedade de nicho entre estas duas espécies. Além disso, a espécie *M. heathi* já foi registrada utilizando outros tipos de microhábitats (e.g. solo exposto, arbustos e solo com vegetação herbácea) em alguns outros estudos (Mesquita *et al.* 2006a; Andrade *et al.* 2013).

As espécies *T. semitaeniatatus* e *P. pollicaris* apresentam alta sobreposição no nicho espacial, o que é bastante comum pois ambas ocorrem bastante em áreas de afloramentos rochosos (Vitt 1995; Freitas 2014) e *T. semitaeniatatus* é uma espécie extremamente adaptada ao hábito saxícola (Vanzolini *et al.* 1980), já *P. pollicaris* é encontrado em outros ambientes além das áreas rochosas, sendo considerado por alguns autores como generalista de hábitat (Rodrigues 2003) e por outros como saxícola (Vitt 1995). Apesar da alta sobreposição espacial ambas espécies não competem no nicho temporal já que uma é diurna e outra é noturna.

A taxocenose da Esec do Raso da Catarina apresentou-se estruturada em relação ao microhábitat, com a maioria das sobreposições espaciais baixas. Alguns estudos em áreas abertas já indicaram ausência de estrutura quanto ao microhábitat em áreas abertas como de Cerrado, Florestas Sazonalmente secas e Caatinga (Mesquita *et al.* 2006a; Werneck *et al.* 2009; Cavalcanti 2014; Galdino 2014; Pedrosa 2014). Contudo, alguns estudos recentes também indicam a presença de estrutura (Pedrosa 2014), algum padrão na utilização do microhábitat (Andrade *et al.* 2013), ou eletividade para microhábitats específicos (Rocha & Rodrigues 2005). Além disso, estudos em áreas de desertos já evidenciaram a partição de nicho espacial (microhábitat ou hábitat) em taxocenoses de lagartos (Pianka 1969; Pianka 1973; Pianka 1986; Winemiller & Pianka 1990). As análises de efeitos históricos foram significativas para uso de microhábitat para os Scincoidea e para os Iguania. Tanto a CPO quanto a pPCA ratificaram estes resultados de efeito histórico nestes clados. Isto demonstra que o recurso espacial não é limitante

para as espécies desta taxocenose, em grande parte, de modo que a estrutura do nicho espacial se mostra bastante influenciada pelo componente histórico.

Para os lagartos Scincoidea, alguns estudos indicam certo conservatismo filogenético entre as muitas espécies, como por exemplo *Mabuya*, em alguns traços, tais como temperaturas corporais médias em horário de atividade (Vitt & Blackburn 1991; Vrcibradic & Rocha 1995; Vrcibradic & Rocha 1996) e indicando também o uso de diferentes tipos de habitats e microhabitats, interespecificamente (Ávila-Pires 1995; Vrcibradic & Rocha 1995; Vrcibradic & Rocha 1996; Caicedo-Portilla *et al.* 2010; Ribeiro *et al.* 2014). Algumas espécies do gênero, que ocorrem na Caatinga, são conhecidas por utilizar bromeliáceas terrestres como microhabitat, tanto para forrageio quanto como abrigo, como *M. arajara* (Ribeiro *et al.* 2014), *M. agmosticha* (Rodrigues 2000; Ribeiro 2012) e *M. macrorhyncha*, a qual possui morfologia adaptada a vida bromelígena (“*depressed body-plan*” e prole reduzida) (Vrcibradic & Rocha 1995; Freire 1996; Vrcibradic & Rocha 1996; Rodrigues 2000; Vrcibradic *et al.* 2007). *Mabuya heathi* em geral é registrado como terrícola (Vitt 1995; Rodrigues 2003), mas neste estudo foi bastante registrado em bromélias, provavelmente por ser um microhabitat “chave” na área fornecendo melhores abrigos e mais presas para as espécies. Os Iguania *E. bibronii*, *P. acutirostris* e *Iguana iguana* apresentam o uso bastante similar de microhabitat sendo em geral arborícolas, ou semi-arborícola no caso de *E. bibronii*, apesar de ser considerado terrícola em alguns estudos (Rodrigues 2003), o que foi corroborado pela CPO e pela pPCA.

Variação estrutural de habitat - A análise de correspondência canônica mostrou relação entre a composição de espécies e a estrutura de microhabitat da taxocenose da Esec Raso da Catarina, BA. Desde os estudos pioneiros nos desertos Australianos já era

observado a associação entre os lagartos e o microhabitat que eles utilizam, indicando a importância da estrutura física do ambiente na diversidade de espécies das taxocenoses (Pianka 1973; Pianka 1986). Estudos de história natural ou mesmo de eletividade e uso de microhabitats podem demonstrar a relação entre as espécies e o microhabitat (Vitt & Blackburn 1991; Rocha & Rodrigues 2005; Oliveira & Pessanha 2013). No Cerrado, Amazônia e na Caatinga também já demonstraram relações entre lagartos e seus microhabitats/habitats preferenciais (Rocha & Rodrigues 2005; Vitt *et al.* 2007; Garda *et al.* 2013b). No Cerrado, por exemplo, características estruturais do habitat como o número de cupinzeiros servindo de abrigo e área de forrageio, ou a presença de matas de galeria são influentes na diversidade de espécies das áreas (Vitt & Caldwell 1993; Colli *et al.* 2006; Vitt *et al.* 2007; Ledo 2009). Na Amazônia, taxocenoses apresentam-se estruturadas quanto ao microhabitat independentemente da filogenia e a variação do microhabitat é bastante relevante na distribuição das espécies ao longo de suas áreas de ocorrência, sendo que número de cupinzeiros, abertura do dossel e a circunferência das árvores estão associados ao tipo de espécie coletada na área (Vitt *et al.* 1999; Garda *et al.* 2013b). A CCA mostra uma forte relação entre as espécies e o ambiente em que as espécies se distribuem, corroborando com o que vimos nas outras análises aqui realizadas para microhabitat (CPO, Mantel, pPCA). Podemos ver que tanto os fatores ecológicos quanto os históricos são atuantes na estruturação desta taxocenose no que se refere ao nicho espacial, já que tanto a estrutura do microhabitat afeta os padrões de captura de espécies no local, quanto o conservatismo de nicho em alguns clados (*e.g.* Scincoidea, Iguania) atua na manutenção da preferência das espécies por determinados microhabitats.

A maioria das espécies da taxocenose mostrou-se associada aos microhabitats já comumente descritos para as mesmas, inclusive também relatados no presente estudo.

Coleodactylus meridionalis, uma espécie mais associada a áreas florestadas e serapilheira (Rodrigues 2003), mostrou-se associado a essas variáveis. A espécie de área aberta *C. nigrigula*, mostrou-se no eixo canônico mais próxima as variáveis que indicam ambiente aberto. Os Gymnophthalmidae, em geral, considerados fossoriais ou semi-fossoriais (Vitt 1995; Rodrigues 2003; Delfim & Freire 2007) estão mais associados ao folhiço, apenas *P. paeminus*, espécie de áreas mais arenosas, apresentou-se um pouco distante do eixo do folhiço (Rodrigues 2003). As duas espécies do gênero *Mabuya* também apresentaram-se relacionadas aos microhabitats mais registrados em literatura para as mesmas, sendo *Mabuya macrorhyncha* relacionada à presença de bromélias (Vrcibradic & Rocha 1996, 2011) e *Mabuya heathi* a cobertura vegetal rasteira (Rodrigues 2003).

A associação das espécies à estrutura do habitat chama a atenção, também, para a questão da importância da manutenção e conservação das áreas de Caatinga no país. Se as espécies estão altamente associadas ao microhabitat que utilizam e/ou habitam uma diminuição de área devido por exemplo, as ações antrópicas, pode acarretar em perda de microhabitats e consequentemente impactar as populações existentes em determinada área. Lagartos de áreas abertas, por exemplo, utilizam diferentes microhabitats para termoregulação e abrigo ampliando a área utilizada durante seu período de atividade (Martins *et al.* 2010).

Sabe-se que o bioma vem se fragmentando cada vez mais devido à ação antrópica (Castelleti *et al.* 2003; Leal *et al.* 2005) e que a expansão da ocupação humana vem aumentando a perda de habitats o que resulta em perda de diversidade (Gorenflo & Brandon 2006). As áreas remanescentes da Caatinga não se constituem em uma única grande área, mas estão espalhadas em vários fragmentos (Castelleti *et al.* 2003). Apenas 1% de área do bioma encontra-se sob forma de Unidade de Conservação de Proteção

Integral e 6,4% como área protegida por Unidade de Conservação de Uso Sustentável (Araújo *et al.* 2005). A Esec Raso da Catarina (BA) apresenta um elevado número de espécies de lagartos, serpentes e anfíbios com o potencial para mais espécies ainda não catalogadas para a área (Garda *et al.* 2013a) e representa, desta forma, uma importante área para a manutenção da diversidade da fauna de lagartos no bioma Caatinga, o que reforça a importância da mesma enquanto unidade de conservação no bioma.

Morfometria - As diferentes análises aqui realizadas para o eixo do nicho que se refere à morfologia das espécies indicaram que o componente histórico tem importância na estrutura da taxocenose em alguns clados. A morfologia é um traço reconhecidamente conservado para muitas espécies de lagartos de forma em muitos casos considera-se que pela morfologia de uma espécie é possível descrever a ecologia da mesma, assumindo as adaptações morfológicas como reflexo das relações ecológicas (Pianka & Pianka 1976; Ricklefs *et al.* 1981; Losos 1990). As medidas morfológicas podem ser mensuradas, em geral, com facilidade quando comparadas a outros tipos de dados ecológicos. Contudo, como o aspecto morfológico é relativamente fixo, isto pode também dificultar na detecção de aspectos sutis da variação ecológica (Ricklefs & Miller 1999). Araújo (1992) utilizou dados morfométricos para caracterizar comunidades de lagartos em áreas de Cerrado e de restinga no Brasil, sendo que as comunidades do Cerrado apresentaram maior riqueza de espécies e baixa sobreposição de formas do que as comunidades de restingas do sudeste do país, evidenciando-se que as relações das interações ecológicas entre as espécies e seus atributos morfológicos são, também, de suma importância no estudo da estrutura de comunidades. Além disso, ele observou fortes correlações entre forma e uso do espaço em algumas comunidades analisadas.

A análise de CPO revelou influência filogenética apenas nos Iguania, enquanto a pPCA indicou influência histórica dicotômica entre os grupos de espécies de acordo com seu tamanho (espécies maiores vs. menores). Os Iguania [(ainda mantidos na filogenia molecular de (Pyron *et al.* 2013))] apresentam em geral membros, garras e cabeça mais alongados e os corpos mais robustos (Vitt *et al.* 2003). Muitas espécies neste clado apresentam o hábito de forrageio do tipo senta-e-espera, o que muitas vezes é associado com o formato do corpo (Huey & Pianka 1981). Vitt (1995), para uma taxocenose de Caatinga, observou diferenças morfológicas maiores no tamanho do corpo entre espécies forrageadoras ativas do que entre espécies senta-e-espera. Outros estudos já evidenciaram também a atuação de componentes históricos relativos à história filogenética das espécies na morfologia das mesmas (Mesquita *et al.* 2006a; Mesquita *et al.* 2006b).

Observamos assim que tanto os fatores históricos quanto os ecológicos são atuantes na taxocenose de lagartos da Esec do Raso da Catarina dependendo das dimensões de nicho analisadas (dieta, morfometria e microhabitat). Outro fator importante é que as espécies se distribuem de maneira não aleatória no ambiente, de acordo com a estrutura do habitat, o que demonstra a importância de preservação dos diferentes habitats no ambiente.

Referências

1.
Ab'Saber, A. (2005). *Os domínios de natureza no Brasil: Potencialidades paisagísticas*. 3 edn, São Paulo.
2.
Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74, 25-44.
3.
Andrade, M.J.M.d., Sales, R.F.D. & Freire, E.M.X. (2013). Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotropica*, 13.
4.
Araújo, A.F.B. (1992). Estrutura morfométrica de comunidades de lagartos de áreas abertas do litoral Sudeste e Brasil Central. UNICAMP Campinas, p. 191.
5.
Araújo, F.S.d., Rodal, M.J.N. & Barbosa, M.R.d.V. (2005). *Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga - Suporte a estratégias regionais de Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF.
6.
Ávila-Pires, T.C.S. (1995). Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zool. Verh. Leiden*, 299, 1-706.
7.
Barreto-Lima, A.F., Pires, Ê.d.O. & Sousa, B.M.d. (2013). Activity, foraging mode and microhabitat use of *Enyalius perditus* (Squamata) in a disturbed Atlantic rainforest in southeastern Brazil. *Salamandra*, 49, 177 - 185.
8.
Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th edn.
9.
Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1991). *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*, Chicago.
10.
Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1993). Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographic perspectives* (eds. Ricklefs, RE & Schluter, D). University of Chicago Press Chicago, Illinois, USA, pp. 267 - 280
11.
Brown, J.H. (1999). Macroecology: progress and prospect. *Oikos*, 3-14.
12.
Cadle, J.E. & Greene, H.W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds. E., RR & D., S) Chicago, pp. 281-293.
- 13.

- Caicedo-Portilla, R., Hugo Serrano-Cardozo, V. & Patricia Ramírez-Pinilla, M. (2010). Diet, Microhabitat use and Daily Activity Patterns of an Andean Population of Mabuya (Squamata: Scincidae). *South American Journal of Herpetology*, 5, 57-63.
- 14.
- Casteleti, C.H.M., Silva, J.M.C.d., Tabarelli, M. & Santos, A.M.M. (2000). Avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga. In: *Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar*. Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Núcleo de Biodiversidade Petrolina, p. 11.
- 15.
- Castelleti, C.H.M., Santos, A.M.M., Tabarelli, M. & Da Silva, J.M.C. (2003). Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. In: *Ecologia e conservação da caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMCd). Ed. Universitária da UFPE Recife, pp. 719-734.
- 16.
- Cavalcanti, L.B.d.Q. (2014). A estrutura de taxocenose de lagartos em uma região de Caatinga no Piauí, Nordeste Brasileiro. A influência de fatores históricos, ecológicos e estrutura vegetacional. In: *Centro de Ciências Exatas e da Natureza*. Universidade Federal da Paraíba
- p. 81.
- 17.
- Cavalcanti, L.B.d.Q., Costa, T.B., Colli, G.R., Costa, G.C., França, F.G.R., Mesquita, D.O. *et al.* (2014). Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. *Check List*, 10, 18 - 27.
- 18.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & A. Bazzaz, F.A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American naturalist*, 163, 823 - 843.
- 19.
- Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, S109-S122.
- 20.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693-715.
- 21.
- Chase, J.M., Amarasekare, P., Cottenie, K., Gonzalez, A., Holt, R.D., Holyoak, M. *et al.* (2005). Competing theories for competitive metacommunities. In: *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities* (eds. Holyoak, M, Leibold, MA & Holt, RD). The University of Chicago Press Chicago, pp. 335 – 354
- 22.
- Colli, G.R., Constantino, R. & Costa, G.C. (2006). Lizards and termites revisited. *Austral Ecology*, 31, 417-424.
- 23.
- Connell, J. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: *Ecology and evolution of communities* (eds. Cody, ML & Diamond, JM). Belknap Press Cambridge, MA, pp. 460-490.
- 24.

- Delfim, F.R. (2012). Riqueza e padrões de distribuição dos lagartos do Domínio Morfoclimático da Caatinga. In: *Centro de Ciências Exatas e da Natureza*. Universidade Federal da Paraíba, p. 239.
- 25.
- Delfim, F.R. & Freire, E.M.X. (2007). Os Lagartos Gimnoftalmídeos (Squamata: Gymnophthalmidae) Do Cariri Paraibano E Do Seridó Do Rio Grande Do Norte, Nordeste Do Brasil: Considerações Acerca Da Distribuição Geográfica E Ecologia. *Oecologia Brasiliensis* 11, 365-382.
- 26.
- Dias, E.J.R. & Rocha, C.F.D.d. (2007). Niche differences between two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *C. ocellifer*, Teiidae) in the restinga habitat of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67, 41-46.
- 27.
- Diniz-Filho, J.A.F. (2000). *Métodos Filogenéticos Comparativos*. Holos Editora, Ribeirão Preto SP.
- 28.
- Dunham, A.E. (1983). Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. In: *Lizard ecology: studies of a model organism* (eds. Huey, RB, Pianka, ER & Schoener, TW). Harvard University Cambridge, pp. 261 - 280.
- 29.
- Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity *Biological Conservation*, 61, 1 - 10.
- 30.
- Freire, E.M.X. (1996). Estudo ecológico e zoogeográfico sobre a fauna de lagartos (Sauria) das Dunas de Natal, Rio Grande do Norte e da Restinga de Ponta de Campina, Cabedelo, Paraíba, Brasil. *Revta Bras. Zool.*, 13, 903 - 921.
- 31.
- Freitas, P.R.S.D. (2014). Ecologia dos lagartos *Phyllopezus periosus* e *Phyllopezus pollicaris* (Sauria: Phyllodactylidae) em simpatria em área de caatinga no nordeste do brasil. In: *Departamento de Ciências Biológicas*. Universidade Federal da Paraíba Rio Tinto, PB.
- 32.
- Gainsbury, A.M. & Colli, G.R. (2003). Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. *Biotropica*, 35, 503-519.
- 33.
- Galdino, C.A.B., Passos, D.C., Zanchi, D. & Bezerra, C.H. (2011). *Lygodactylus klugei* (ncn): Sexual dimorphism, habitat, diet. *Herpetological Review*, 42, 275.
- 34.
- Galdino, J.Y.A. (2014). Estrutura de uma taxocenose de lagartos em uma área de caatinga, Nordeste do Brasil. In: *Departamento de Ciências da Natureza*. Universidade Federal da Paraíba João Pessoa, PB, p. 60.
- 35.
- Garda, A.A., Costa, T.B., Santos-Silva, C.R., Mesquita, D.O., Faria, R.G., Conceição, B.M. *et al.* (2013a). Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). *Check List*, 9, 405 - 414.

36.

Garda, A.A., Wiederhecker, H.C., Gainsbury, A.M., Costa, G.C., Pyron, R.A., Calazans Vieira, G.H. *et al.* (2013b). Microhabitat Variation Explains Local-scale Distribution of Terrestrial Amazonian Lizards in Rondônia, Western Brazil. *Biotropica*, n/a-n/a.

37.

Giannini, N.P. (2003). Canonical Phylogenetic Ordination. *Systematic biology*, 52, 684-695.

38.

Godoy, O., Kraft, N.J.B. & Levine, J.M. (2014). Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. *Ecology Letters*, 17, 836-844.

39.

Gorenflo, L.J. & Brandon, K. (2006). Key human dimensions of gaps in global biodiversity conservation. *Bioscience*, 56, 723 - 730.

40.

Gotelli, N.J. (1999). How do communities come together? In: *Ecological assembly rules - perspectives, advances, retreats* (eds. Weiher, E & Keddy, P). Cambridge University Press Cambridge.

41.

Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2010). EcoSim: Null models software for ecology. (ed. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, V).

42.

Hickerson, M.J., Carstens, B.C., Cavender-Bares, J., Crandall, K.A., Graham, C.H., Johnson, J.B. *et al.* (2010). Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 291-301.

43.

Hubbell, S.P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387-1398.

44.

Huey, R.B. & Pianka, E.R. (1977). Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: Mabuya). *Ecology*, 58, 119-128.

45.

Huey, R.B. & Pianka, E.R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62, 991.

46.

Janzen, D.H. & Schoener, T.W. (1968). Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49, 96-110.

47.

Jombart, T. & Dray, S. (2009). adephylo exploratory analyses for the phylogenetic comparative method.

48.

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.

49.

- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D. *et al.* (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464.
- 50.
- Kraft, N.J., Cornwell, W.K., Webb, C.O. & Ackerly, D.D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American naturalist*, 170, 271-283.
- 51.
- Lawlor, L.R. (1980). Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *The American naturalist*, 116, 394 - 408.
- 52.
- Leal, I.R., Silva, J.M.C., Tabarelli, M. & Jr., T.E.L. (2005). Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. *MEGADIVERSIDADE*, 1, 139 - 146.
- 53.
- Ledo, R.M.D. (2009). Estrutura de comunidades e biogeografia de lagartos em Matas de Galeria do Cerrado. In: *Instituto de Ciência Biológicas*. Universidade de Brasília Brasília, DF, p. 108.
- 54.
- Liou, N.S. (2008). História natural de duas espécies simpátricas de *Enyalius* (Squamata, Leiosauridae) na Mata Atlântica do sudeste brasileiro. In: *Instituto de Biociências*. Universidade de São Paulo, p. 107.
- 55.
- Lisboa, C.M.C.A., Sales, R.F.D. & Freire, E.M.X. (2012). Feeding ecology of the pygmy gecko *Coleodactylus natalensis* (Squamata: Sphaerodactylidae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Zoologia (Curitiba)*, 29, 293-299.
- 56.
- Losos, J.B. (1990). The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in West-Indian *Anolis* lizards. *Evolution*, 44, 1189 – 1203.
- 57.
- Losos, J.B. (1996). Phylogenetic Perspectives on Community Ecology. *Ecology*, 77, 1344-1354.
- 58.
- Losos, J.B., Leal, M., Glor, R.E., de Queiroz, K., Hertz, P.E., Rodriguez Schettino, L. *et al.* (2003). Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*, 424, 542-545.
- 59.
- Martins, K.V., Dias, E.J.d.R. & Rocha, C.F.D.d. (2010). Ecologia e conservação do lagarto endêmico *Tropidurus hygomi* (Sauria: Tropiduridae) nas restingas do Litoral Norte da Bahia, Brasil. *Biotemas*, 23, 71 - 75.
- 60.
- Menezes, V.G., Santos, N.M.d., Bezerra, R.d.S., Gogliath, M. & Ribeiro, L.B. (2013). *Hemidactylus brasiliensis* (Amaral's Brazilian gecko) diet. *Herpetological Review*, 44, 143.
- 61.

- Menge, B.A. & Sutherland, J.P. (1976). Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. *The American naturalist*, 110, 351-369.
- 62.
- Mesquita, D., Colli, G. & Vitt, L. (2007). Ecological release in lizard assemblages of neotropical savannas. *Oecologia*, 153, 185-195.
- 63.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., França, F.G.R. & Vitt, L.J. (2006a). Ecology of a Cerrado Lizard Assemblage in the Jalapão Region of Brazil. *Copeia*, 2006, 460-471.
- 64.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R. & Montgomery, W.L. (2003). Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia*, 2003, 285-298.
- 65.
- Mesquita, D.O., Costa, G.C. & Colli, G.R. (2006b). Ecology of an Amazonian Savanna lizard assemblage in Monte Alegre, Pará State, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1, 61-71.
- 66.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J. *et al.* (2012). Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, 87, 769-785.
- 67.
- Oliveira, B.H.S.d. & Pessanha, A.L.M. (2013). Microhabitat use and diet of *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Caatinga area, Brazil. *Biota Neotropica*, 13, 193-198.
- 68.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289 - 290.
- 69.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792-812.
- 70.
- Pedrosa, I.M.M.d.C. (2014). Estrutura da taxocenose de lagartos (squamata) no Parque Nacional do Catimbau e comparação da diversidade funcional entre áreas de caatinga. In: *Departamento de Sistemática e Ecologia*. Universidade Federal da Paraíba João Pessoa, PB, p. 63.
- 71.
- Pianka, E.R. (1966). Convexity, Desert Lizards, and Spatial Heterogeneity. *Ecology*, 47, 1055-1059.
- 72.
- Pianka, E.R. (1969). Habitat Specificity, Speciation, and Species Density in Australian Desert Lizards. *Ecology*, 50, 498-502.
- 73.
- Pianka, E.R. (1973). The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53-74.

74.
Pianka, E.R. (1980). Guild structure in desert lizards. *Oikos*, 194-201.
75.
Pianka, E.R. (1986). *Ecology and Natural History of Desert Lizards. Analyses of the Ecological Niche and Community Structure*. Princeton, New Jersey.
76.
Pianka, E.R. & Pianka, H.D. (1976). Comparative ecology of twelve species of nocturnal lizards (Gekkonidae) in the Western Australian desert. *Copeia*, 125 - 142.
77.
Prado, D.E. (2003). As Caatingas da América do Sul. In: *Ecologia e conservação da caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMC) Recife, pp. 3-74.
78.
Pyrón, R., Burbrink, F. & Wiens, J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 13, 93.
79.
Pyrón, R.A. & Burbrink, F.T. (2014a). Early origin of viviparity and multiple reversions to oviparity in squamate reptiles. *Ecology Letters*, 17, 13-21.
80.
Pyrón, R.A. & Burbrink, F.T. (2014b). Ecological and evolutionary determinants of species richness and phylogenetic diversity for island snakes. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 848-856.
81.
Rand, A.S. (1982). Clutch and Egg Size in Brazilian Iguanid Lizards. *Herpetologica*, 38, 171-178.
82.
Ribeiro, L.B. (2010). Ecologia comportamental de *Tropidurus hispidus* e *Tropidurus semitaeniatus* (SQUAMATA, TROPIDURIDAE) em simpatria, em área de caatinga no nordeste do Brasil. In: *Departamento de Fisiologia*. Universidade Federal do Rio Grande do Norte Natal, p. 172.
83.
Ribeiro, S.C. (2012). Partilha de recurso espacial e temporal em uma guilda de lagartos diurnos habitando lajeiros na Caatinga, Nordeste do Brasil. In: *Ecologia da Caatinga Curso de Campo 2011* (eds. Leal, IR, Meiado, MV, Rabanni, ARC & Siqueira Filho, JA). PrintPex Petrolina-PE, pp. 409 - 429.
84.
Ribeiro, S.C., Teles, D.A., Mesquita, D.O., Almeida, W.O., Anjos, L.A.d. & Guarnieri, M.C. (2014). Ecology of the Skink, *Mabuya arajara* Rebouças-Spieker, 1981, in the Araripe Plateau, Northeastern Brazil. *Journal of Herpetology*.
85.
Ricklefs, R.E. (2008). Disintegration of the ecological community. *The American naturalist*, 172, 741-750.
86.
Ricklefs, R.E., Cochran, D. & Pianka, E.R. (1981). A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology*, 62, 1447-1483.
- 87.

- Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. (1999). *Ecology*. 4th edn.
88.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993). Species diversity: regional and historical influences. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds. E., RR & D., S). The University of Chicago Press Chicago, pp. 350-363.
89.
- Rocha, P.L.B. & Rodrigues, M.T. (2005). Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River, northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 45, 261-284.
90.
- Rodrigues, M.T. (2000). A new species of *Mabuya* (Squamata: Scincidae) from the semiarid caatingas of northeastern Brazil
Papéis Avulsos de Zoologia, 41, 313 - 328.
91.
- Rodrigues, M.T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: *Ecologia e conservação da Caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMC). Editora Universitária UFPE Recife, pp. 181-236.
92.
- Sales, R.F.D.d., Ribeiro, L.B., Jorge, J.S. & Freire, E.M.X. (2012). Feeding habits and predator-prey size relationships in the whiptail lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) in the semiarid region of Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 7, 149 - 156.
93.
- Schoener, T.W. (1974a). The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71, 4169-4172.
94.
- Schoener, T.W. (1974b). Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185, 27-39.
95.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of Diversity. *nature*, 163, 688-688.
96.
- Sites, J.W., Reeder, T.W. & Wiens, J.J. (2011). Phylogenetic Insights on Evolutionary Novelty in Lizards and Snakes: Sex, Birth, Bodies, Niches, and Venom. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 227-244.
97.
- Sokal, R.R. (1979). Testing statistical significance of geographic variation patterns. *Systematic Zoology*, 28, 227 - 232.
98.
- Sousa, P.A.G. (2010). Estrutura da comunidade de lagartos de um remanescente de mata atlântica do estado do Rio Grande do Norte, Brasil. In: *Centro de Biociências*. Universidade Federal do Rio Grande do Norte Natal, p. 105.
99.
- Team, R.D.C. (2014). R: A Language and Environment for Statistical Computing. (ed. Computing, RfFS) Vienna, Austria.
100.

- Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (2002). *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer power, Itaca, www.canoco.com.
- 101.
- Van Sluys, M., Rocha, C.F.D., Vrcibradic, D., Galdino, C.A.B. & Fontes, A.F. (2004). Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology*, 606-611.
- 102.
- Vanzolini, P.E. (1974). Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brasil (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 28, 61-90.
- 103.
- Vanzolini, P.E. (1976). On the lizards of a Cerrado-Caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 29, 111-119.
- 104.
- Vanzolini, P.E. (2012). Evolução ao Nível de Espécie: Répteis da América do Sul. (ed. Beca), p. 700.
- 105.
- Vanzolini, P.E., Ramos, C.A.M.M. & Vitt, L.J. (1980). *Répteis das Caatingas*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- 106.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B. & Pareyn, F.G.C. (2002). *ECORREGIÕES Propostas para o Bioma Caatinga*. 1a edn, Recife: .
- 107.
- Vitt, L.J. (1981). Lizard Reproduction: Habitat Specificity and Constraints on Relative Clutch Mass. *The American naturalist*, 117, 506-514.
- 108.
- Vitt, L.J. (1985). On the biology of the little known anguid lizard, *Diploglossus lessonae* in northeast Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 36, 69 - 76.
- 109.
- Vitt, L.J. (1991). An Introduction to the Ecology of Cerrado Lizards. *Journal of Herpetology*, 25, 79-90.
- 110.
- Vitt, L.J. (1993). Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Canadian Journal of Zoology*, 71, 2370-2390.
- 111.
- Vitt, L.J. (1995). The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil. *Occasional papers of the Oklahoma Museum of Natural History*, 1-29.
- 112.
- Vitt, L.J. & Blackburn, D.G. (1991). Ecology and Life History of the Viviparous Lizard *Mabuya bistrata* (Scincidae) in the Brazilian Amazon. *Copeia*, 1991, 916-927.
- 113.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (1993). Ecological Observations on Cerrado Lizards in Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 27, 46-52

114.
Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (1994). Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology*, 234, 463-476.
115.
Vitt, L.J. & Carvalho, C.M. (1995). Niche Partitioning in a Tropical Wet Season: Lizards in the Lavrado Area of Northern Brazil. *Copeia*, 1995, 305-329.
116.
Vitt, L.J., Colli, G.R., Caldwell, J.P., Mesquita, D.O., Garda, A.A. & França, F.G.R. (2007). Detecting Variation in Microhabitat Use in Low-Diversity Lizard Assemblages across Small-Scale Habitat Gradients. *Journal of Herpetology*, 41, 654-663.
117.
Vitt, L.J. & Lacher, T.E., Jr. (1981). Behavior, Habitat, Diet, and Reproduction of the Iguanid Lizard *Polychrus acutirostris* in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Herpetologica*, 37, 53-63.
118.
Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 7877-7881.
119.
Vitt, L.J., Pianka, E.R., Cooper, W.E., Jr. & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American naturalist*, 162, 44-60.
120.
Vitt, L.J. & Zani, P.A. (1996). Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1313-1335.
121.
Vitt, L.J., Zani, P.A. & Avila-Pires, T.C.S. (1997). Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus (=Plica) umbra* in the Amazon region. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1876-1882.
122.
Vitt, L.J., Zani, P.A. & Espósito, M.C. (1999). Historical Ecology of Amazonian Lizards: Implications for Community Ecology. *Oikos*, 87, 286-294.
123.
Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. (1995). Variação sazonal na dieta de *Mabuya macrorhyncha* (Sauria, Scincidae) na restinga da Barra de Maricá, RJ. *Oecologia Brasiliensis*, 1, 143-153.
124.
Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. (1996). Ecological Differences in Tropical Sympatric Skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 30, 60-67.
125.
Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. (2011). An overview of female reproductive traits in South American *Mabuya* (Squamata, Scincidae), with emphasis on brood size and its correlates. *Journal of Natural History*, 45, 813-825.
- 126.

- Vrcibradic, D., Rocha, C.F.D. & Rocha-Barbosa, O. (2007). The relationship between body mass and snout–vent length in three species of *Mabuya* from eastern Brazil. *Herpetological Journal*, 17, 43 - 47.
127.
- Webb, C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American naturalist*, 156, 145-155.
128.
- 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.
129.
- Werneck, F.D.P., Colli, G.R. & Vitt, L.J. (2009). Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology*, 34, 97-115.
130.
- Werneck, F.P. & Colli, G.R. (2006). The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography*, 33, 1983-1992.
131.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E. & Sites Jr, J.W. (2011). Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidencegeb. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 272-288.
132.
- Werneck, F.P., Gamble, T., Colli, G.R., Rodrigues, M.T. & Sites, J.J.W. (2012). Deep diversification and long-term persistence in the south american "Dry diagonal": Integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution*, 66, 3014-3034.
133.
- Willis, C.G., Halina, M., Lehman, C., Reich, P.B., Keen, A., McCarthy, S. *et al.* (2010). Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. *Ecography*, 33, 565-577.
134.
- Winemiller, K.O. & Pianka, E.R. (1990). Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60, 27-55.

Tabelas

Tabela 1. Largura de nicho alimentar e espacial das espécies de lagartos da taxocenose da Esec Raso da Catarina- BA. “-” representa dados ausentes para as espécies.

Espécies	Largura de nicho (dieta)	Largura de nicho (microhábitat)
<i>Acratosaura mentalis</i>	1,87	-
<i>Anotosaura vanzolinia</i>	2,10	-
<i>Cnemidophorus nigrigula</i>	5,54	1,49
<i>Coleodactylus meridionalis</i>	2,18	1,00
<i>Enyalius bibronii</i>	7,17	3,25
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	3,42	3,1
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>	1,84	2,00
<i>Lygodactylus klugei</i>	1,19	1,00
<i>Mabuya heathi</i>	2,52	1,20
<i>Mabuya macrorhyncha</i>	3,26	1,35
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	1,20	1,41
<i>Psilophthalmus pauminosus</i>	3,71	1,00
<i>Tropidurus cocorobensis</i>	7,32	1,91
<i>Tropidurus hispidus</i>	4,31	4,1
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	5,32	1,12
Lagura média da taxocenose	9,10	3,87
Lagura média das espécies	3,53	1,79

Tabela 2. Índice de valor de importância do consumo de presas (dieta) da taxocenose de lagartos da Esec do Raso da Catarina, BA. Legenda: ANI= artrópodes não identificados; Am= *Acratosaura mentalis*; Av= *Anotosaura vanzolinia*; Cn= *Cnemidophorus nigrigula*; Cm= *Coleodactylus meridionalis*; Eb= *Enyalius bibronii*; Gg= *Gymnodactylus geckoides*; Hb= *Hemidactylus brasiliensis*; Lk= *Lygodactylus klugei*; Mh= *Mabuya heathi*; Mm= *Mabuya macrorhyncha*; Pp= *Phyllopezus pollicaris*; Ppa= *Psilophthalmus paeminus*; Tc= *Tropidurus cocorobensis*; Th= *Tropidurus hispidus*; T.se= *Tropidurus semitaeniatus*.

	Am	Av	Cn	Cm	Eb	Gg	Hb	Lk	Mh	Mm	Pp	Ppa	Tc	Th	Ts
ANI		5,18	5,68	17,78	11,14	8,96			3,25	9,70	6,21	5,18	2,37	3,70	10,39
Acari												8,07	4,21		
Aranae		7,64	31,25	29,49	11,34	10,59	14,39	11,99	6,94	36,26	14,09	46,65	20,40	16,38	3,97
Blattaria	15,87		6,06	5,37	5,97	17,52	43,09		9,76	11,67	7,85	18,52	3,69		
Chillopoda			4,08		3,46						36,51		8,20	7,05	
Coleoptera	15,87	8,88	9,93		27,27	2,87		19,22	6,51	3,23	31,54		20,01	25,28	16,44
Dermaptera		1,73			1,84				3,25					5,11	
Diplopoda					6,76		7,20							7,41	
Diptera			0,33		0,92			8,93	3,25		6,37				
Formicidae		4,08	4,30	7,04	13,69	2,24		29,10	3,27		6,21		45,52	55,22	53,21
Gastropoda			1,71		2,48										
Hemiptera			7,46	5,37	16,03	2,24	26,22	26,46		6,97	12,42	6,66	16,50	19,93	26,48
Hymenoptera			0,66		1,84								3,00	11,59	11,74
Isoptera	7,94	46,10	51,88	15,74	1,84	50,31			64,06	6,26		18,53	8,94		15,85
Larv inset	25,23	35,33	11,91	11,79	14,39	13,59		6,00		16,21	6,33	22,25	4,76	8,51	6,83
Lepdoptera			3,75		1,84					3,23			0,59	1,85	3,61
Mantodea			0,33		7,98						6,21		0,59		
Material Vegetal			2,29		13,69								7,36	32,90	10,88
Orthoptera	27,74	1,73	31,24	25,94	23,37	14,65	21,59	36,40	33,13	32,12	18,63	7,47	24,12	16,34	
Opiliones					0,92										
Phasmatodea			0,34		0,92								1,59		
Plecoptera													4,80		
Pseudoscorpiones						2,24							0,59	1,86	4,95
Scorpionida	46,24		16,01		8,84					3,23			8,02	2,57	
Solífuga													2,03		
Vertebrata						2,24			12,02				1,59	1,85	

[illegible]

Tabela 5. Valores médios das características de estrutura de hábitat da Esec do Raso da Catarina- BA.

Variáveis	Média	Desvio padrão(±)
Solo (número de quadrats)	2,59	3,53
Número de árvores	0,98	0,84
Número de arbustos	17,67	7,51
Bromélias	2,53	3,04
Cobertura vegetal rasteira (número de quadrats)	4,03	4,17
Distancia da árvore mais próxima (cm)	118,62	42,22
Circunferência da árvore na altura do peito (cm)	19,06	8,41
Massa do folhíço (g)	187,18	94,34
Cobertura do dossel (número de quadrats)	12,62	8,76
Densidade de árvores	20,60	9,79
Quantidade de troncos caídos	5,30	6,14

Tabela 6. Valores das contribuições específicas de cada variável de estrutura de hábitat na análise de CCA. Os valores de F, p, variação e porcentagem da variação para cada variável são apresentados. As três primeiras variáveis foram incluídas no modelo. Valores significativos de p são apresentados em negrito.

Variável	Variação	% da Variação	F	P
Massa do folhio	0,20	25,49%	3,92	0,0005
Número de bromélias	0,12	19,74%	2,35	0,005
CAP (circunferência na altura do peito)	0,09	19,47%	1,91	0,0461
Cobertura vegetal rasteira	0,06	14,14%	1,40	0,16
Distancia da árvore	0,06	12,91%	1,27	0,23
Densidade de árvores	0,04	10,04%	0,99	0,45
Número de troncos caídos	0,04	8,61%	0,84	0,53
Cobertura do dossel	0,03	7,99%	0,78	0,60
Solo exposto	0,03	7,58%	0,73	0,69
Número de árvores	0,03	7,38%	0,72	0,71
Número de arbustos	0,02	5,53%	0,54	0,86

Figuras

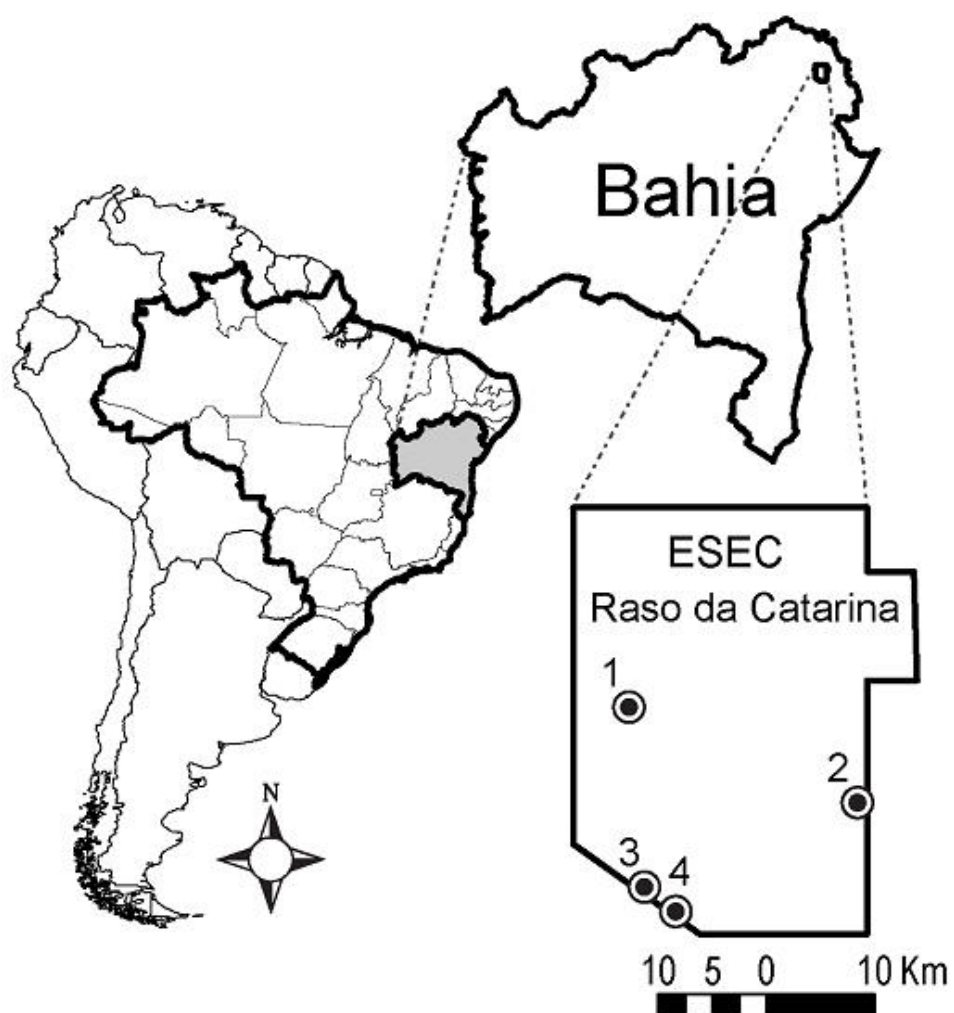


Figura 1. Mapa da área de estudo: Esec Raso da Catarina e pontos de amostragem de herpetofauna. Fonte: Garda *et al.* (2013a).

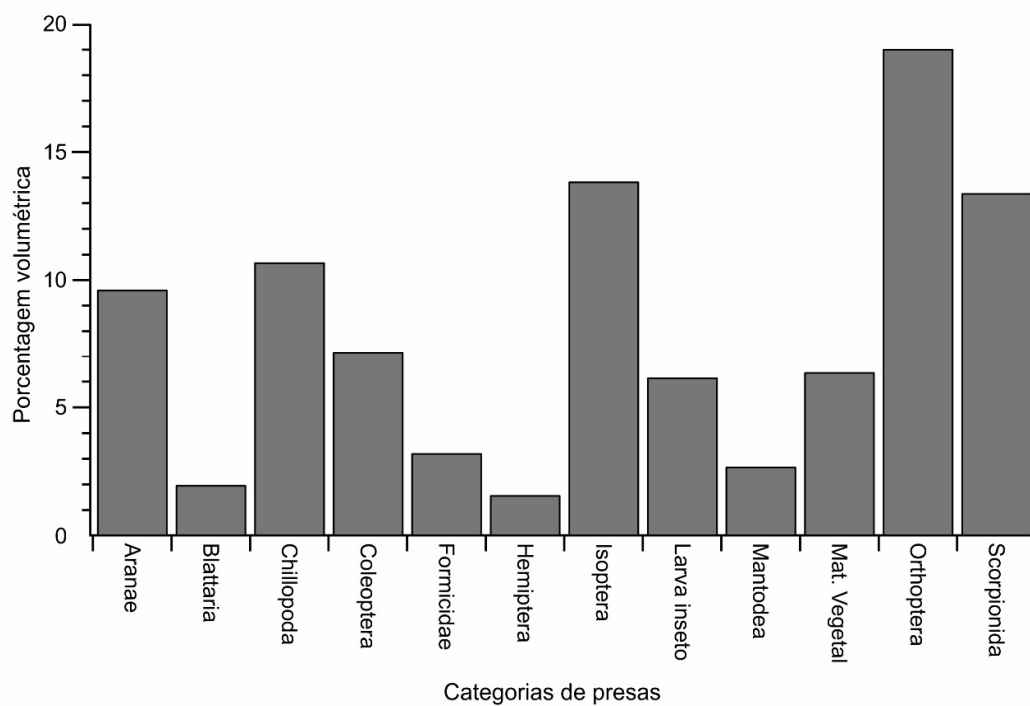


Figura 2. Percentual volumétrico de presas utilizadas pela taxocenose da Esec Raso da Catarina- BA.

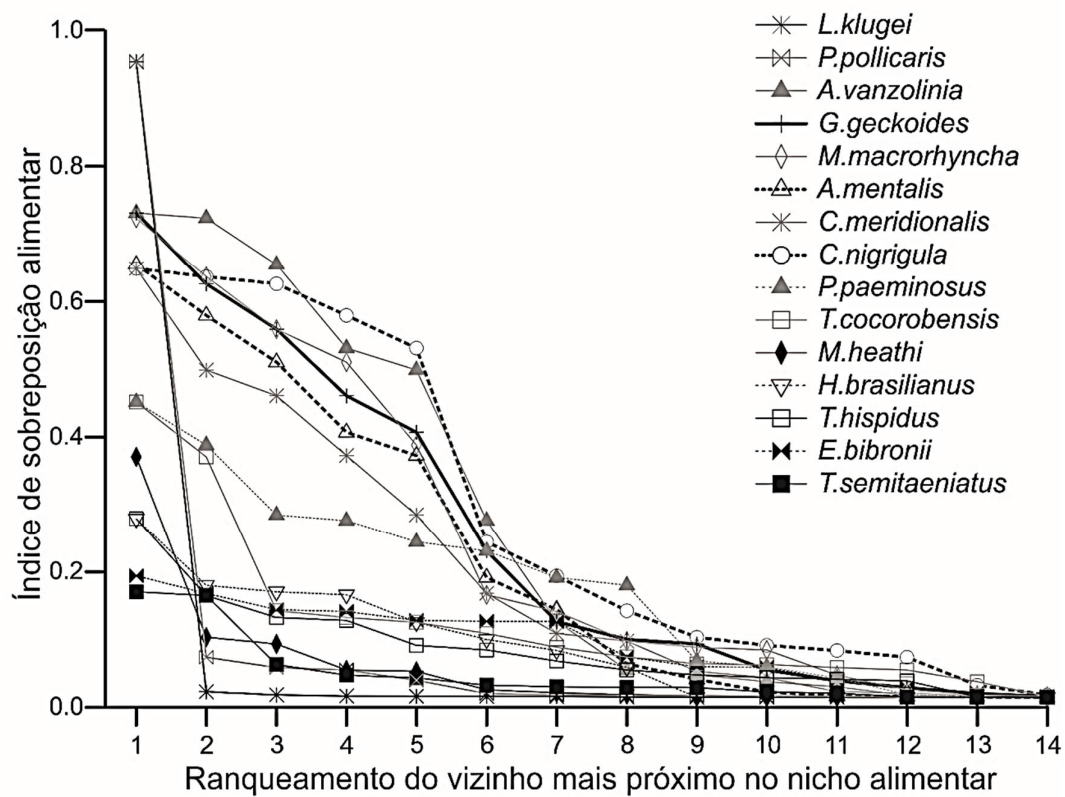


Figura 3. Ranqueamento dos valores do índice sobreposição alimentar observado (dieta) das espécies de lagartos da Esec do Raso da Catarina- Ba.

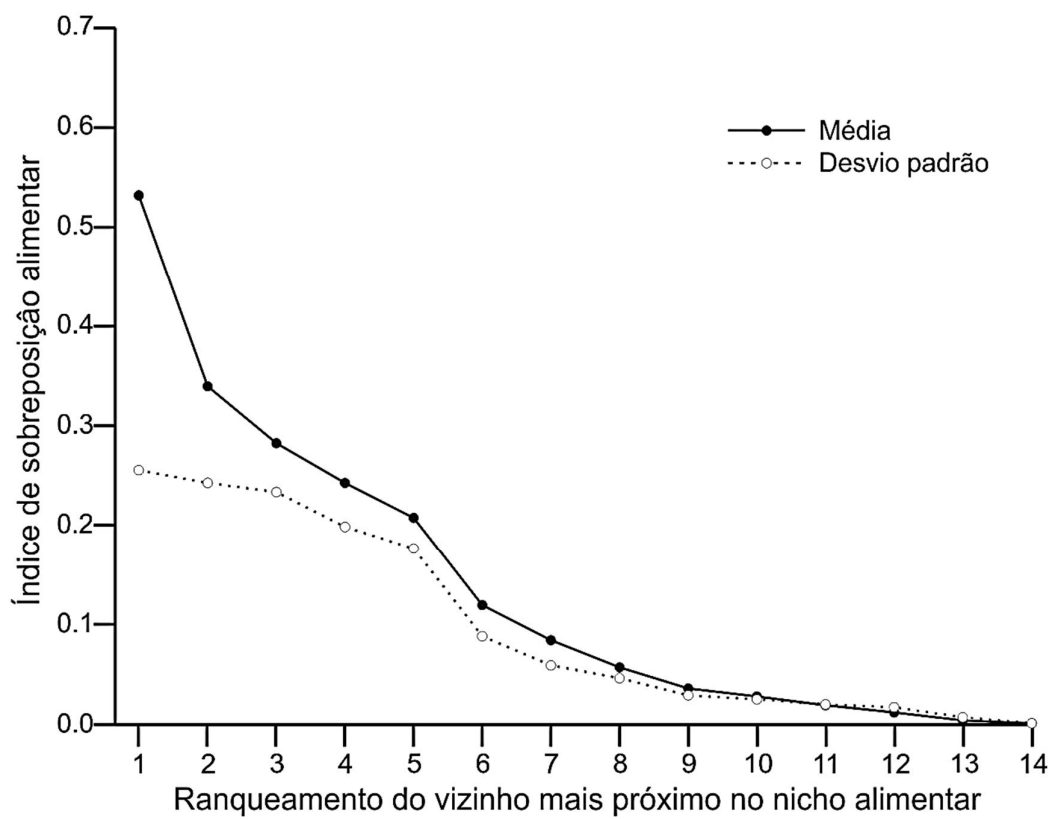


Figura 4. Valores de média e desvio padrão do índice de sobreposição alimentar observado ranqueado da taxocenose de lagartos da Esec do Raso da Catarina- Ba.

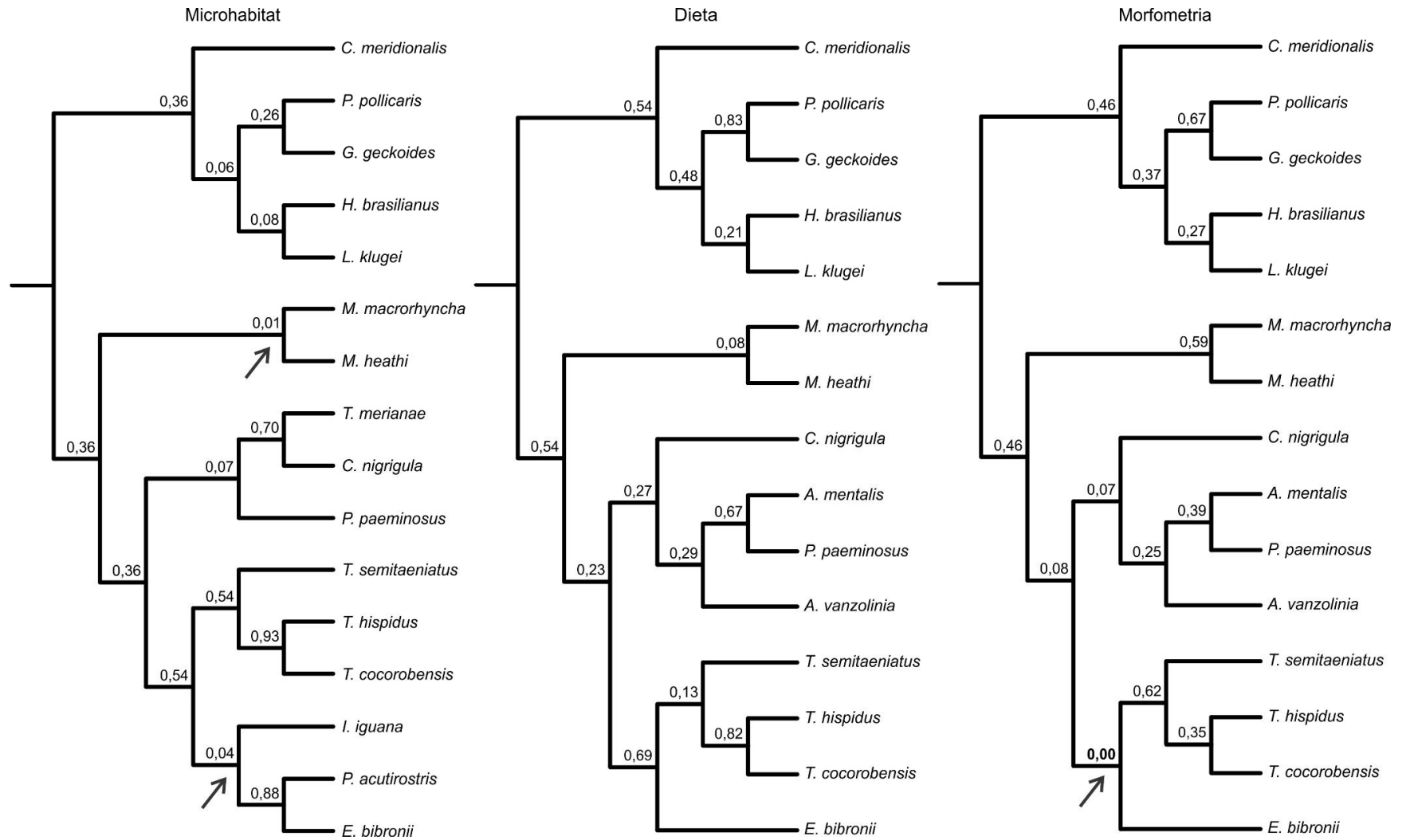


Figura 5. Dendogramas das relações filogenéticas (dieta, microhábitat e morfometria) para a taxocenose da Esec Raso da Catarina- BA com os valores de p da CPO para cada nó. As setas indicas os nós com resultado significativo para influência histórica.

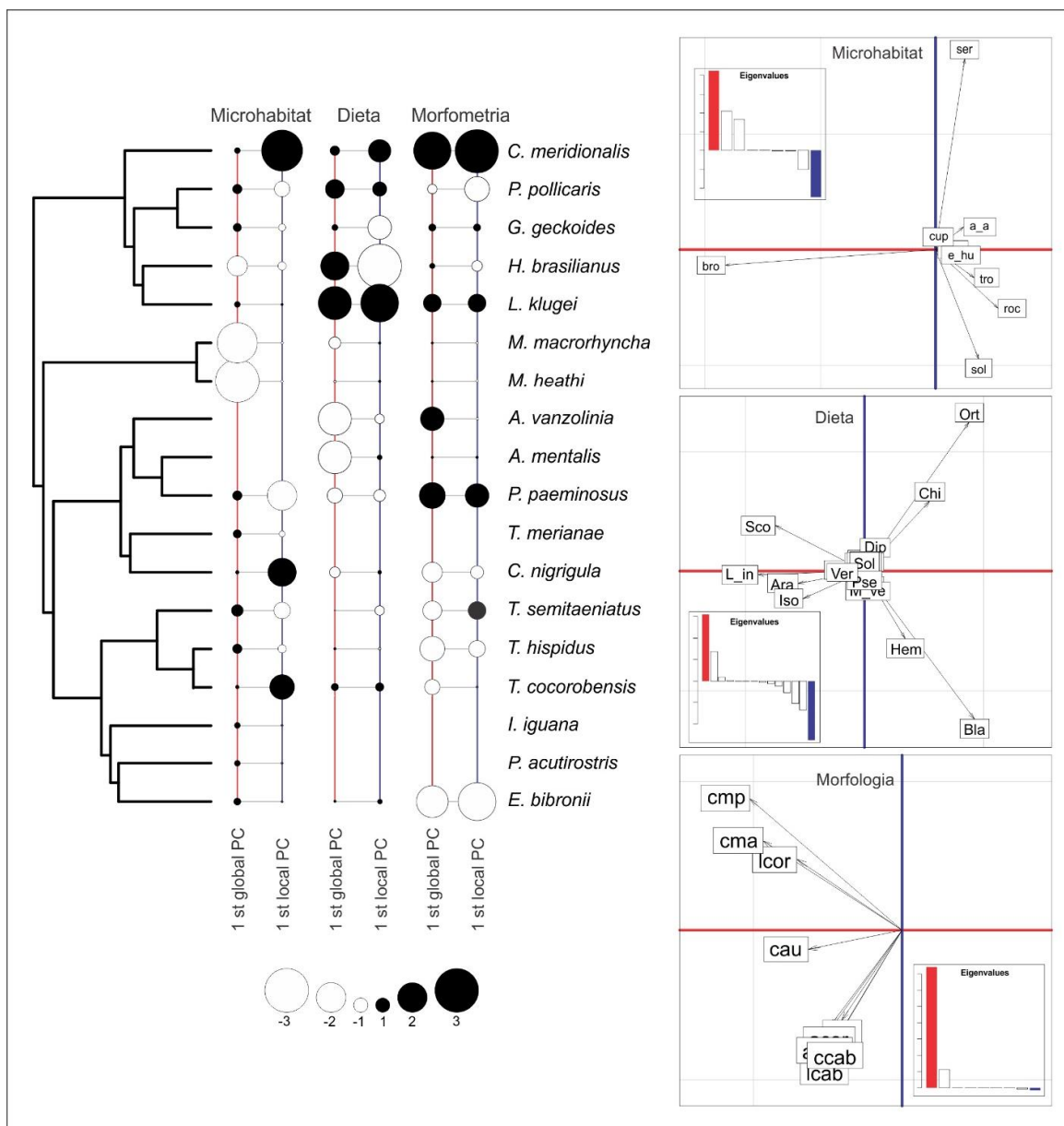


Figura 6. pPCA para os dados de microhábitat, dieta e morfologia da taxocenose da Esec Raso da Catarina- BA. À esquerda está disposta a árvore filogenética construída para a taxocenose com o primeiro componente global e o primeiro componente local para cada um dos atributos avaliados (microhábitat, dieta e morfometria). Os escores positivos e negativos são indicados pelos círculos pretos e brancos, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita observam-se os *loadings* do primeiro componente principal global (vermelho) e local (azul) da pPCA com os dados de microhábitat, dieta e morfologia. Legenda dos traços analisados: **Dieta** – Art= Artrópode; Aca= Acari; Ara= Araneae; Bla= Blattodea; Chi= Chilopoda; Col= Coleoptera; Der= Dermaptera; Dip= Diptera; For= Formicidae; Gas= Gastropoda; Hem= Hemiptera; Hym= Hymenoptera; Isso= Isoptera; L_in= Larva de Inseto;

Lep= Lepidoptera; Man= Mantodea; M_ve= Material Vegetal; Ort= Orthoptera; O_in= Ovo de Inseto; Phas= Phasmatodea; Pse= Pseudoscorpiones; Ple= Plecoptera; Sco= Scorpiones; Sol= Solifuga; Ver= Vertebrata, **Microhábitat** – a_a= árvore e arbusto; bro= Associado à bromélia; cac= cactácea; cup= cupinzeiro; e_hu= edificação humana; roc= rocha; ser= serapilheira; sol= solo exposto; tro= tronco caído, **Morfometria** – crc= comprimento rostro cloacal; cau= comprimento da cauda; lcor= largura do corpo; acor= altura do corpo; lcab= largura da cabeça; acab= altura da cabeça; ccab= comprimento da cabeça; cma= comprimento do membro anterior; cmp= comprimento do membro posterior.

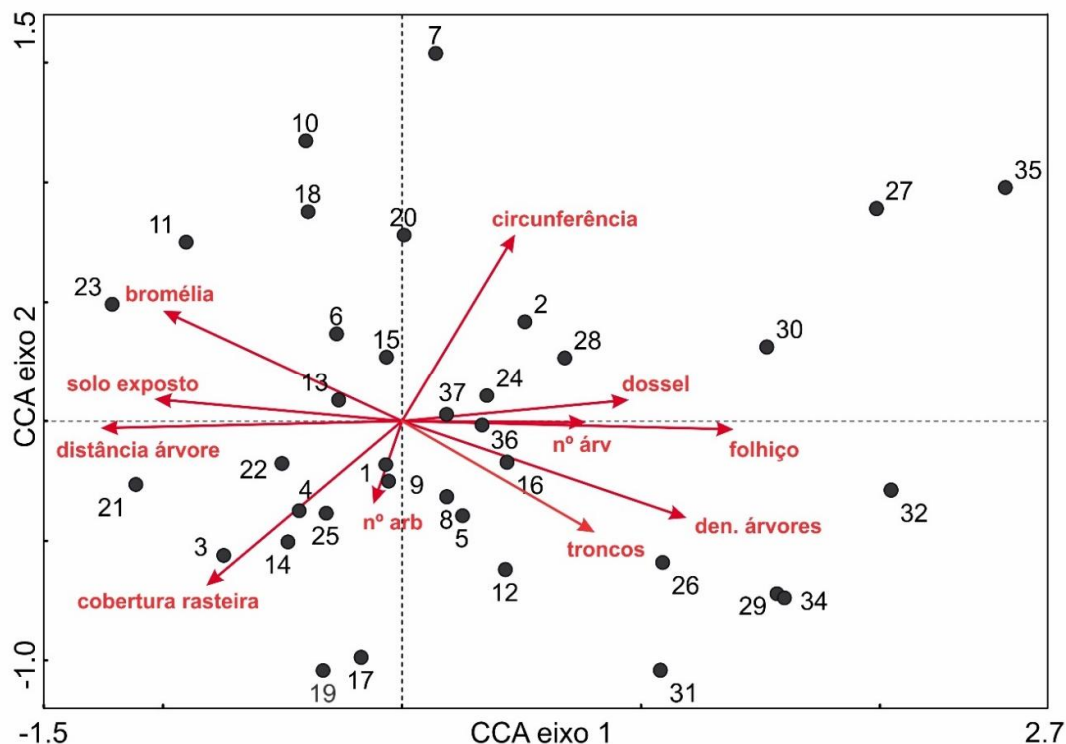


Figura 7. Análise de correspondência canônica (CCA) comparando as matrizes das variáveis de estrutura do habitat e as armadilhas de queda. O gráfico mostra a posição de cada *pitfall* entre as setas que representam os microhabitats no primeiro e segundo eixos da CCA. Os números correspondem aos números das armadilhas de queda, de 1 a 37. Legenda: bromélia= número de bromélias; circunferência= circunferência da árvore na altura do peito; dossel= cobertura do dossel; den.árvores= densidade total de árvores; solo= proporção de solo exposto; n° árv= número de árvores; n° arb= número de arbustos; cobertura rasteira= cobertura vegetal rasteira; distância árvore = distância da árvore mais próxima; folhiço= massa seca do folhiço; troncos= número total de troncos caídos.

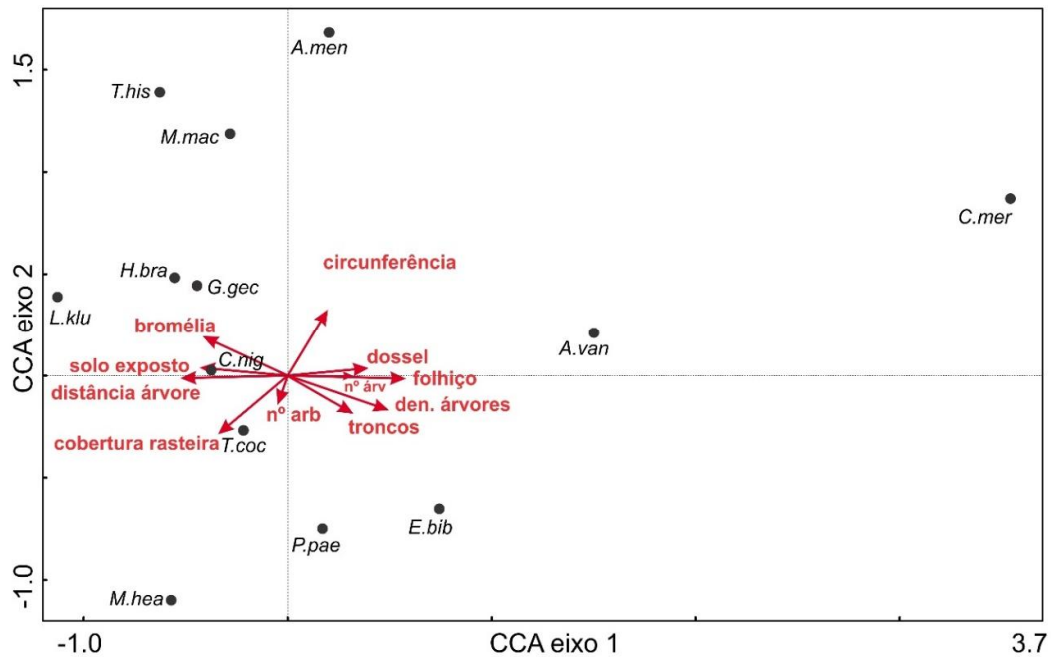


Figura 8. Análise de correspondência canônica (CCA) comparando as matrizes das variáveis de estrutura do habitat e espécies amostradas por armadilha. O gráfico mostra a posição de cada espécie entre as setas que representam os microhabitats no primeiro e segundo eixos da CCA. Legenda: A.men= *Acratosaura mentalis*; A.van= *Anotosaura vanzolinia*; C.mer= *Coleodactylus meridionalis*; C.nig= *Cnemidophorus nigrigula*; E.bib= *Enyalius bibronii*; H.bra= *Hemidactylus brasiliensis*; G.gec= *Gymnodactylus geckoides*; L.klu= *Lygodactylus klugei*; M.heal= *Mabuya heathi*; M.mac= *Mabuya macrorhyncha*; P.pae= *Psilophthalmus paeminus*; T.coc= *Tropidurus cocorobenis*; T.his= *Tropidurus hispidus*. Legenda: bromélia= número de bromélias; circunferência= circunferência da árvore na altura do peito; dossel= cobertura do dossel; den.árvores= densidade total de árvores; solo= proporção de solo exposto; n° árv= número de árvores; n° arb= número de arbustos; cobertura rasteira= cobertura vegetal rasteira; distância árvore = distância da árvore mais próxima; folhiço= massa seca do folhiço; troncos= número total de troncos caídos.

Capítulo 3

Estrutura das taxocenoses de lagartos nos biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia: abordagem comparativa

Resumo

Nós caracterizamos e comparamos a estruturação das taxocenoses dos biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia, no que se refere dieta e microhábitat, testando a hipótese de que as taxocenoses mais estruturadas serão aquelas dos ambientes mais extremos no que se refere às variáveis ambientais. Analisamos análises de largura de nicho, sobreposição de nicho, análise de pseudocomunidades e estrutura filogenética de sete taxocenoses do bioma Caatinga, sete do Cerrado e sete da Amazônia. Das 21 taxocenoses, 20 apresentaram estrutura quanto à dieta. Para microhábitat, das 16 taxocenoses duas da Caatinga apresentaram estrutura. O algoritmo utilizado na análise de pseudocomunidades pode apresentar influência importante nos resultados das análises. O índice de sobreposição alimentar médio não difere entre os biomas, mas a largura de nicho alimentar média por espécie difere entre Amazônia e Caatinga. A sobreposição espacial varia entre Caatinga e Amazônia. Praticamente nenhum dos biomas apresentou efeito histórico para a dieta e microhábitat. Uma taxocenose do Cerrado apresentou efeitos históricos na estruturação da dieta, enquanto duas taxocenoses da Amazônia apresentam estruturação no microhábitat. Quanto mais alimento disponível, mais as espécies da Caatinga e Cerrado expandem seus nichos. Os índices de sobreposição alimentar e espacial médios não se alteram de acordo com as variáveis ambientais, refutando nossa hipótese inicial de tendência a maior estruturação em ambientes mais restritivos. Apenas a riqueza de presas e o resíduo do índice de sobreposição espacial apresentaram relação com as variáveis ambientais. Quanto à estrutura filogenética, os resultados sugerem uma tendência a uma maior atuação dos fatores ecológicos, *e.g.* competição, nas taxocenoses da Caatinga do que nas taxocenoses da Amazônia e Cerrado.

Abstract

We categorized and compared the community structure between Caatinga, Cerrado and Amazônia assemblages. We analyzed diet and microhabitat data testing the hypothesis that in the extreme environments (mainly about precipitation and temperature) it will be the most structured assemblages. We calculated niche overlap and niche width and we made the pseudocommunity analysis to 7 assemblages from Caatinga, 7 assemblages from Cerrado and 7 assemblages from Amazônia. Twenty assemblages from 21 were structured by diet. By microhabitat from 16 assemblages only 2 (from Caatinga) were structured. The algorithm used in the pseudocommunity analysis can influence the analysis results. The diet overlap index does not differ between the biomes, but the diet niche width does differ between Amazônia and Caatinga biomes. The spacial overlap index varies only between Caatinga and Amazônia. To the ecological and historical effects, we observed that to diet and microhabitat the major part of the assemblages from all biomes did not present significant historical effects. Only one assemblage from Cerrado presented evident historical effects in diet niche and two assemblages from Amazônia presented evident historical effects in microhabitat niche. We verified that in Caatinga and Cerrado biomes if there are more food the species expand more their diet niche. The mainly ecological variables (overlap diet niche index and overlap microhabitat niche index) did not change by the environmental variables. This result refuse our initial hypothesis about the tendency of higher structure in more restrictive environments. Only the prey's richness and residual of the overlap microhabitat niche index varies with the environmental variables. To the phylogenetic structure, the results suggest a higher tendency of the ecological factors acting (*e.g.* competition) on the assemblages from Caatinga than in Amazônia and Cerrado assemblages.

Introdução

As comunidades naturais são resultantes de processos ecológicos atuais, passados e de um processo evolutivo contínuo. Várias métricas têm sido utilizadas para avaliar padrões na estrutura das comunidades, desde simples estimativas de riqueza, abundância, composição de espécies, ao padrão do uso de recursos e tipos de interações ecológicas influentes, até o papel dos fatores ambientais, tais como temperatura, produtividade primária líquida e precipitação (Pianka 1971; McPeck & Miller 1996; Buckley & Jetz 2010). Darwin já apontava que espécies congêneras (ou mais aparentadas) provavelmente teriam maior probabilidade de competir entre si do que com espécies de gêneros diferentes, por apresentarem mais similaridade ecológica como resultado de uma história evolutiva compartilhada (Darwin 1859). Com a consolidação da teoria da macroevolução, os ecólogos evolucionistas começaram a procurar por outros fatores e/ou processos para explicar os padrões observados da diversidade biológica. Assim, as relações nos grupos de organismos passaram a ser analisadas também dentro do contexto histórico (Brooks & McLennan 1991; Harvey & Pagel 1991; Diniz-Filho 2000).

De um modo geral, a estrutura de uma comunidade pode ser determinada por: (1) limitações à dispersão (fatores geográficos); (2) limitações ambientais; (3) dinâmicas internas e (4) relações evolutivas entre as espécies (Lancaster & Belyea 1999; Ricklefs & Miller 1999). Há ainda fatores interagindo de forma complexa, tais como inimigos naturais (predadores, herbívoros, parasitas e patógenos) e os competidores que afetam a distribuição e abundância de organismos nas comunidades naturais (Elton 1946; Pianka 1974; Chase *et al.* 2002).

Os principais estudos visando compreender os padrões de estruturação das taxocenoses de lagartos analisavam principalmente o uso e a partilha de recursos

(Pianka 1973; Pianka 1986; Vitt 1991), além de experimentos de campo para testar hipóteses geradas por observações de padrões naturais (Connell 1975). Em geral, tais estudos mostram que fatores como alimento, tempo de atividade, microhabitat, ou uma combinação deles, podem atuar na segregação das espécies simpátricas (Vitt 1995; Vitt & Carvalho 1995; Vitt *et al.* 2007; Garda *et al.* 2013). Além disso, a estruturação pode variar entre taxocenoses (taxonomicamente diferentes ou semelhantes) em diferentes locais, sugerindo que outros fatores (tais como a história filogenética e a biogeografia) exercem papéis expressivos na determinação dos padrões de uma taxocenose (Cadle & Greene 1993; Ricklefs & Schluter 1993; Werneck *et al.* 2009). Ainda, tanto os fatores ecológicos, os gradientes ambientais, quanto os fatores históricos, têm moldado intensamente as comunidades de lagartos (Vitt *et al.* 1999; Mesquita *et al.* 2006a; Mesquita *et al.* 2006b; Mesquita *et al.* 2007; Buckley & Jetz 2010).

Mais recentemente, as novas abordagens incorporam o componente histórico associado ao componente ecológico e abrem uma nova perspectiva sobre o modo pelo qual as comunidades são formadas e organizadas (Webb 2000; Webb *et al.* 2002; Pausas & Verdú 2010). O avanço na biologia molecular e na sistemática filogenética tem gerado um maior volume de conhecimento filogenético que aliado ao uso de novas métricas de parentesco entre os organismos, pode promover uma melhor compreensão das relações ecológico-filogenéticas (Anderson *et al.* 2004; Vamosi *et al.* 2009; Pausas & Verdú 2010). Desta forma, o estudo das comunidades está caminhando para uma nova fusão entre ecologia e evolução, unificando tópicos tradicionalmente abordados separadamente (Westoby 2006).

Já foram desenvolvidos diversos estudos com taxocenoses de lagartos na região Neotropical. Uma taxocenose com de lagartos na Amazônia central, composta por 19 espécies, apresentou-se estruturada em relação ao microhabitat e à dieta, mas apenas a

dieta estava associada à similaridade filogenética (Vitt *et al.* 1999). Em taxocenoses de lagartos de Cerrado e Savanas Amazônicas, por exemplo, não se observou evidências da liberação ecológica no uso de microhábitats sugerindo que fatores históricos são melhores preditores do uso microhabitat do que os fatores ecológicos na maioria das espécies da taxocenose analisada (Mesquita *et al.* 2007). Apenas o gênero *Tropidurus* foi influenciado por fatores locais apresentando liberação ecológica (Mesquita *et al.* 2007). Embora não tenha sido encontrada estrutura no uso de microhábitats por lagartos nos enclaves de mata seca no município de São Domingos, estado de Goiás, a taxocenose apresentou estrutura na dieta. Nesta taxocenoses não foram encontrados efeitos filogenéticos no uso do microhabitat. Todavia, para a dieta verificou-se a presença destes efeitos na parte mais basal da filogenia (Werneck *et al.* 2009). A estratégia de caça foi considerada determinante na estruturação de uma taxocenose de lagartos na Caatinga do estado de Pernambuco (Vitt 1995). Lagartos senta-e-espera segregam primeiro o microhabitat enquanto os forrageadores ativos segregam o tipo e tamanho da presa. A árvore filogenética construída com os lagartos desta taxocenose sugere que as espécies são ecologicamente mais semelhantes aos seus parentes mais próximos de modo que o componente histórico pode ter papel importante na sua estruturação (Vitt 1995).

As comunidades de lagartos em regiões áridas são, em geral, mais ricas em espécies do que aquelas de áreas mais úmidas e amenas, sendo o clima o maior determinante da densidade de espécies de lagartos nessas áreas (Pianka 1969, 1971). Entretanto, a diversidade de recursos utilizada pelos lagartos pode diferir marcadamente entre as regiões áridas, particularmente em desertos. Na América do Norte, o alimento é a maior dimensão que divide os nichos, enquanto para os lagartos da região do Kalahari subsaariano, o papel do alimento na divisão de nichos é sutil, de forma que nichos

espaciais e temporais são mais importantes (Pianka 1973). Além disso, de acordo com a variedade de recursos utilizados (como o microclima e o tempo de atividade), observa-se que a densidade de espécies aumenta entre os três sistemas continentais de lagartos do deserto (Pianka 1975). Em taxocenoses de lagartos de deserto, a sobreposição de nichos diminui tanto com o aumento da variabilidade ambiental quanto com o aumento da riqueza, sendo estas variáveis correlacionadas positivamente (Pianka 1974). O desvio padrão da precipitação anual é considerado um indicador da variabilidade ambiental de ano a ano, podendo gerar variação temporal na disponibilidade de alimentos (Pianka 1974). A variação na precipitação influencia a disponibilidade de presas (artrópodes) consumidas pelos lagartos *Sceloporus merriami* e *Urosaurus ornatus*, no Texas (EUA) próximo ao deserto de Chihuahuan, resultando assim numa variação previsível do sucesso de forrageamento individual, nas taxas de crescimento, nas medidas de massa corporal pré-hibernação e nos níveis de lipídios totais do corpo das espécies (Dunham 1980).

A distribuição das espécies de lagartos é profundamente limitada pelas condições ambientais. A temperatura, por exemplo, limita fortemente a habilidade dos indivíduos em adquirir recursos (Schall & Pianka 1978; Huey 1982). A temperatura pode desigualmente afetar a riqueza e a abundância de espécies em taxocenoses de lagartos. (Buckley & Jetz 2010). A riqueza é fortemente limitada pela temperatura do ambiente e assim a temperatura acaba por ser uma melhor preditora da riqueza de espécies do que a produtividade primária líquida o que é consistente com os requerimentos energéticos limitados dos lagartos devido à sua ectotermia) ou até mesmo do que o tamanho da área do local amostrado (relação espécie-área). Como consequência, as comunidades de lagartos com alta riqueza e de ambientes mais quentes tendem a ter uma maior equitabilidade (Buckley & Jetz 2010).

Considerando que as taxocenoses de lagartos dos biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia estão expostas a condições climáticas distintas, especialmente em relação ao regime hídrico, o objetivo deste trabalho é caracterizar as estruturas de taxocenoses de lagartos desses ambientes através de uma metodologia padronizada incluindo avaliações dos aspectos ecológicos e filogenéticos. Esperamos que as taxocenoses de lagartos da Caatinga irão se sobrepor menos em alguns dos eixos do nicho avaliados que os lagartos do Cerrado e os da Amazônia, apresentando desta forma mais estrutura ecológica. Além disso, considerando que as diferenças climáticas de cada bioma atuem como filtro ambiental, esperamos que as comunidades da Caatinga se apresentem filogeneticamente mais agrupadas (Webb *et al.* 2002).

Material e métodos

Área de estudo - A área de estudo compreende 21 taxocenoses amostradas ao longo dos últimos 20 anos. Cinco taxocenoses foram amostradas entre 2012 e 2013, no bioma Caatinga, as outras 16 são provenientes de dados pré-existentes de taxocenoses do bioma Caatinga (2), Cerrado (7) e Amazônia (7).

Caatinga - A Caatinga é um dos três espaços semiáridos da América do Sul, ocupa uma área de 844.453 km² e sua área de cobertura vegetal nativa corresponde a 62,77% da área mapeada do bioma (Ab'Saber 2005; MMA 2008b). Caracteriza-se por um clima quente e semiárido, intensamente estacional, chegando a menos de 1.000 mm de chuva anual (clima BSh na classificação de Köppen). Em contraste ao regime de precipitação baixo e imprevisível, a evapotranspiração potencial é sempre alta, entre 1.500 e 2.000 mm por ano (Velloso *et al.* 2002). A vegetação das caatingas é caracterizada por como

de florestas arbóreas ou arbustivas compostas, sobretudo, por árvores e arbustos baixos, muitos deles com espinhos, microfilia e algumas outras características xerofíticas (Prado 2003). Foram descritas até o momento para o bioma 78 espécies de lagartos (Rodrigues 2003; Delfim 2012).

Neste bioma foram amostradas sete taxocenoses: Estação Ecológica de Aiuaba, estado do Ceará (6°35'58.06"S; 40° 7'20.54"O; entre 13/09/2013 e 17/10/2013), Estação Ecológica do Seridó, estado do Rio Grande do Norte (6°34'46.17"S; 37°15'19.65"O; entre 04/05/2013 e 04/06/2013), Estação Ecológica Raso da Catarina, estado da Bahia (9°43'53.66"S; 38°40'58.25"O; entre 29/03/2012 e 29/04/2012), Parque Nacional da Serra da Capivara, estado do Piauí (8°44'29.90"S; 42°29'0.03"O; entre 06/05/2012 e 07/06/2012), Parque Nacional do Catimbau, estado de Pernambuco (8°34'11.49"S; 37°14'23.01"O; entre 13/03/2013 e 15/04/2013), Santa Quitéria, estado do Ceará (4°34'17.42"S; 39°46'45.36"O; entre 07/05/2011 e 18/05/2011 e entre 02/08/2012 e 16/08/2012), e os municípios de Poço Redondo, Canindé de São Francisco, Monte Alegre e Nossa Senhora da Glória no estado de Sergipe (ponto central: 9°58'30.67"S; 37°34'50.06"O) entre 18/09/2010 a 26/09/2010 e entre 05/04/2011 a 15/04/2011)]. Os municípios Sergipe foram agrupados como uma única taxocenose devido à proximidade e similaridade dos locais de amostragem (Figura 1). Temos dados de microhabitat para cinco das sete taxocenoses amostradas.

Cerrado - O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, cobrindo aproximadamente 2.036.448 km² e sua área recoberta por vegetação nativa corresponde a 60,42% do bioma (IBGE 2004; MMA 2008b). Atualmente, o Cerrado é considerado como um dos 34 locais de alta biodiversidade (*hotspots*) mais ameaçados do planeta (Mittermeier *et al.* 2004). Apresenta um clima tropical (clima de Koppen Aw e ao longo da borda sul mais fresca Cwa), com precipitação variando entre 750 e 2000 mm/ano e temperatura

anual variando entre 18° e 28°C. A estação seca dura aproximadamente cinco meses, de meados de maio a meados de outubro, com precipitação média de 30 mm nos meses mais secos (Dias 1992). É uma das paisagens tropicais mais interessantes em relação ao padrão de diversidade e associação entre espécies de lagartos devido ao mosaico natural que caracteriza a paisagem (Vitt & Caldwell 1993). Até o momento são conhecidas 76 espécies de lagartos (Nogueira *et al.* 2011).

Os dados utilizados correspondem a sete taxocenoses, de dados pré-existentes, coletados pelos autores: Alvorada do Norte, estado de Goiás (14° 36' S; 46° 24' W em Agosto de 2003 e Março de 2004); Dianópolis, estado do Tocantins (11° 42' S; 46° 48' W em Setembro de 2003); Mateiros, estado do Tocantins (10° 11' S; 46° 40' W em Fevereiro de 2002); Paracatu, estado de Minas Gerais (17° 24' S; 47° 18' W entre Outubro e Dezembro de 2001); Paranã, estado do Tocantins (12° 54' S; 47° 42' W em Setembro de 2003 e Abril de 2004); São Domingos, estado de Goiás (13° 24' S; 46° 19' W em Agosto de 2003 e Dezembro de 2003) e Alto Araguaia, estado de Mato Grosso (17° 18' 4" S; 53° 12' 56" W em Fevereiro de 1989) (Figura 1). Temos dados de microhabitat para quatro das sete taxocenoses.

Amazônia - A Amazônia é o maior bioma brasileiro, abrangendo quase metade do território nacional (49,29%) com área de 4.196.943 km², onde Floresta Ombrófila Densa corresponde a 41,67% do bioma (IBGE 2004; MMA 2008a). Na área central da Amazônia predominam chuvas entre 1700 e 3500 mm com temperatura média de 24 a 27°C (Ab'Saber 2005). O conhecimento sobre a herpetofauna amazônica cresceu ao longo dos anos, contudo alguns trabalhos ainda são pontuais e demandam maior cobertura de áreas amostradas e/ou maior esforço de amostragem. Até o momento são conhecidas cerca de 94 espécies de lagartos (Ávila-Pires *et al.* 2007). As taxocenoses amostradas no bioma correspondem a sete pontos amostrais: Amazonas, estado do

Amazonas (3° 30.9' S; 59° 54.2' W entre Dezembro de 1998 e Janeiro de 1999), Cemex, estado do Pará (3° 8' 44.3" S; 54° 50' 4.5" W no ano de 1995 na estação chuvosa), Equador (0° 0' N; 76° 10' W de Fevereiro a Abril de 1994); Ituxi, estado do Amazonas (8° 20' S; 65° 43' W de Janeiro a Abril de 1997), Rio Juruá, estado do Acre (8° 15' 31.2" S; 72° 46' 37.1 W de Fevereiro a Abril de 1996); Rondônia, estado de Rondônia (10° 19' 17.2" S; 64° 33' 47.9" W de Janeiro a Março de 1998); Roraima, estado de Roraima (2° 0' N; 62° 26' W durante a estação seca em 1993) (Figura 1).

Coleta de dados - Sempre que possível, foi utilizada uma combinação de métodos diretos e indiretos de amostragem: procura ativa visual; armadilhas de interceptação e queda com cercas guia (exceto na Amazônia), armadilhas do tipo *glue trap* (para coleta de espécies arborícolas e semi-arborícolas), e encontros ocasionais. A procura ativa envolveu a busca de espécimes durante transecções do pesquisador, durante todos os períodos do dia (manhã, tarde e noite). Esta procura consiste em vistoriar microhábitats notoriamente usados pelos lagartos, como galhos, árvores, troncos, rochas, serapilheira, entre outros. Os indivíduos encontrados foram coletados e o microhábitats foi registrado.

Em cada área amostrada (exceto na Amazônia) foram instalados pelo menos 25 conjuntos de armadilhas de interceptação e queda. Cada conjunto consiste de um balde de 30 litros disposto no ponto central de um desenho em Y equidistante 6 metros de cada balde nas três pontas do Y. Cercas-guia de lonas plásticas grampeadas em estacas de madeira ligam os baldes entre si, totalizando pelo menos 100 baldes por área de coleta. As armadilhas foram vistoriadas diariamente no período da manhã. Os espécimes coletados foram sacrificados com injeção de lidocaína ou Tiopental, fixados com solução de formol a 10%, etiquetados e preservados em solução de álcool a 70%.

Em laboratório, os estômagos dos animais fixados foram retirados e o conteúdo estomacal analisado. Com auxílio de uma lupa, as presas foram identificadas até o menor nível taxonômico possível. O comprimento e a largura das presas inteiras foram mensurados com auxílio de um paquímetro e seu volume estimado através da fórmula do volume de um elipsoide (Vitt 1991; Vitt *et al.* 1999):

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

Onde: c = comprimento da presa (mm); l = largura da presa (mm). As porcentagens volumétricas da cada categoria de presa para os estômagos agrupados foram calculadas e utilizadas nos cálculos de sobreposição alimentar. As presas muito fragmentadas, e portanto não apresentavam porcentagem volumétrica (apesar de apresentarem porcentagem numérica de consumo) não foram consideradas nas análises com dados volumétricos.

Análises estatísticas

Nicho - sobreposição e largura - Para mensurar a largura de nicho (microhábitat e alimentar) foi calculado o inverso do índice de diversidade de Simpson (Simpson 1949), através da seguinte equação:

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

Onde: p = proporção da categoria (de microhábitat ou alimentar) de categoria i ; e n = número de categorias. Baseado na disponibilidade total de presas da comunidade, estimada através da eletividade de presas de todas as espécies que compõem a taxocenose, foi calculada a “largura de nicho” para cada taxocenose, que representa uma dimensão da disponibilidade de presas de cada taxocenose. Também foi calculada a

largura de nicho média das espécies de cada taxocenose. Dessa forma, para cada taxocenose amostrada, geramos uma medida de disponibilidade (“largura de nicho da taxocenose”) e uma do que realmente está sendo efetivamente utilizado (“largura média de nicho das espécies”).

A sobreposição de nicho (microhábitat e alimentar) foi determinada através da equação de MacArthur & Levins (Pianka 1973),

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

onde: p = proporção de microhábitats ou itens alimentares da categoria i ; n = número de categorias; j e k são as espécies comparadas. Os valores de sobreposição, foram obtidos pelo programa ECOSIM versão 7.72 (Gotelli & Entsminger 2010).

Nicho - Análise de pseudocomunidades -Para verificar a presença de padrões não aleatórios na sobreposição dos nichos nas taxocenoses foram realizadas análises de pseudocomunidade, através do programa ECOSIM versão 7.72 na opção “*Niche Overlap Module*” (Gotelli & Entsminger 2010). Para as análises, os dados consistem de uma matriz na qual cada espécie está disposta em uma linha e cada categoria (microhábitat ou dieta) está em uma coluna. A matriz é reamostrada para produzir matrizes aleatórias que podem ser esperadas na ausência de estrutura. Foram utilizadas as opções “*Pianka’s niche overlap index*”. O algoritmo de aleatorização utilizado foi o “RA2” (*randomization algorithm 2*). Este algoritmo mantém a amplitude de nicho “relaxada” e retém a estrutura de zeros da matriz, substituindo a variável escolhida na matriz original por um número uniforme entre 0 e 1; é indicada principalmente para os casos em que, na ausência de interações entre espécies, certos recursos não estão

disponíveis para cada espécie, mas não há outras restrições à utilização de recursos (Winemiller & Pianka 1990; Gotelli & Entsminger 2010). A opção “*user-defined*” do programa foi utilizada para tornar possível a inserção da disponibilidade de presas, calculada através do volume total de presas consumidas por todas as espécies, baseada na eletividade (Lawlor 1980), em cada comunidade analisada. O índice de eletividade é definido como $e_{ij} = p_{ij} / R_j$, onde: p_{ij} = a utilização do recurso j pela espécie i ; R_j = a abundância relativa do recurso j , aonde foi utilizada a porcentagem volumétrica das presas por espécie. O ECOSIM redimensiona a matriz observada pela divisão de cada valor utilizado pelo recurso disponível que é inserido (Gotelli & Entsminger 2010). Como muitos estudos são realizados considerando a disponibilidade de presas como equiprovável, a análise de pseudocomunidades também foi realizada com o algoritmo RA2 sem a inserção da disponibilidade de presas (eletividade), para posterior comparação entre os resultados e com outros estudos. Para o nicho espacial (microhábitat) a análise foi realizada com o algoritmo RA2, utilizando-se da opção “*equiprobable*”, *default* do programa, nesse caso sem o uso da eletividade.

Largura de nicho vs. disponibilidade de recursos - Para determinar se existe relação entre a amplitude da disponibilidade recursos (variável independente), calculada através da largura de nicho (alimentar ou espacial) de todos os recursos utilizados por todas as espécies cada taxocenose, e a largura média de nicho de cada espécie das taxocenose (variável dependente), foi realizada uma regressão linear. Desta forma, podemos observar se as espécies exploram mais recursos em ambientes aonde eles são mais abundantes.

Índice de sobreposição observado vs. riqueza – Realizamos uma regressão simples para avaliar a influência da riqueza de espécies no índice de sobreposição espacial e alimentar das taxocenoses visando verificar se quanto maior o número de espécies

menor a sobreposição de nicho entre elas e, consequentemente, maior o empacotamento das espécies.

Filogenia vs. ecologia - Para determinar se existe influência da proximidade filogenética entre os táxons na sobreposição do uso de recursos (dieta e microhabitat) nós fizemos um teste de Mantel para cada taxocenose de cada bioma. O teste de Mantel aponta a associação entre duas matrizes quadradas e simétricas obtidas independentemente para o mesmo conjunto de observações (Sokal 1979; Diniz-Filho 2000).

Dados ambientais - As variáveis ambientais foram obtidas no banco de dados global (World Clim Project), para os dias atuais numa resolução de 10 min (Hijmans *et al.* 2005). As seguintes variáveis foram utilizadas: BIO1 (temperatura anual média), BIO2 (variação diurna média= (média mensal (temperatura máxima – temperatura mínima)), BIO3 (isoterma= (BIO2/BIO7) (x100)), BIO4 (temperatura sazonal (desvio padrão x 100)), BIO5 (temperatura máxima do mês mais quente), BIO6 (temperatura média do mês mais frio), BIO7 (variação da temperatura média anual (BIO5-BIO6)), BIO8 (temperatura média do trimestre mais chuvoso), BIO9 (temperatura média do trimestre mais seco), BIO10 (temperatura média do trimestre mais quente), BIO11 (temperatura média do trimestre mais frio), BIO12 (precipitação anual), BIO16 (precipitação do trimestre mais chuvoso), BIO17 (precipitação do trimestre mais seco), BIO18 (precipitação do trimestre mais quente), BIO19 (precipitação do trimestre mais frio).

As dezenove variáveis bioclimáticas foram numericamente reduzidas usando uma análise de componentes principais (PCA). Primeiramente, as variáveis foram separadas em variáveis de temperatura (BIO1 a BIO11) e variáveis de precipitação (BIO12 a BIO19). Para cada um destes dois conjuntos foi realizada uma PCA. A análise de componentes principais para dos dados de temperatura explicou 88.17% da variação

(Fator 1= 65,63%; Fator 2= 22,52%) e para os dados de precipitação explicou 76,27% da variação total (Fator 1= 68,86%; Fator 2= 17,41%).

Variáveis ecológicas e ambientais: comparativo entre biomas - Foi realizado o teste de Kruskal-Wallis com o bioma (Caatinga, Cerrado e Amazônia) como variável categórica para verificar se existem diferenças nas variáveis ecológicas [(índice de sobreposição alimentar, índice de sobreposição espacial, resíduo do índice de sobreposição alimentar, resíduo do índice de sobreposição espacial, riqueza de presas, largura de nicho alimentar da taxocenose, largura de nicho alimentar média das espécies, largura de nicho espacial da taxocenose, largura de nicho espacial média das espécies, riqueza de microhábitats, equitabilidade (microhábitat e dieta)], nas variáveis filogenéticas [(diversidade filogenética (PD), NRI e NTI)] e nas variáveis ambientais (fatores 1 e 2 de temperatura e precipitação da PCA) nos grupos analisados (Bioma). Foi realizado, *a posteriori*, um teste de comparações múltiplas de ranque de médias para verificarmos em quais grupos ocorriam as diferenças.

Variáveis ambientais vs. variáveis ecológicas - Para testar a relação entre as variáveis ambientais e as variáveis ecológicas fizemos análises de regressão múltipla. Utilizamos os valores do primeiro e segundo fatores da PCA de precipitação e de temperatura relativas a cada taxocenose como as variáveis ambientais (variável independente) e as seguintes variáveis ecológicas das taxocenoses amostradas nos três biomas: índice de sobreposição alimentar, índice de sobreposição espacial, resíduo do índice de sobreposição alimentar, resíduo do índice de sobreposição espacial, riqueza de presas, largura de nicho alimentar da taxocenose, largura de nicho alimentar média das espécies, largura de nicho espacial da taxocenose, largura de nicho espacial média das espécies, riqueza de microhábitats, diversidade filogenética (PD), NRI e NTI - (variáveis dependentes).

Análise de estrutura filogenética - Para verificar a presença de estrutura filogenética de cada taxocenose em cada bioma, nós calculamos as métricas de diversidade filogenética (PD), a distância filogenética média entre todos os pares possíveis de táxons na comunidade (MPD), a distância filogenética média do vizinho mais próximo (MNPd), além de suas respectivas formas estandardizadas, o índice de parentesco líquido (NRI) e o índice líquido de táxon mais próximo (NTI) (Faith 1992; Webb 2000; Webb *et al.* 2002). Para testar a significância dos valores gerados, foi realizada uma comparação entre os valores obtidos dos índices (PD, MPD e MNPd) com modelos nulos de distribuição utilizando as funções “ses.pd”, “ses.mpd” e “ses.mnpd” (ses: *standardized effect size*) e o argumento “taxa.label” para os modelos nulos com 10000 aleatorizações. Todas as análises de estrutura filogenética foram realizadas no programa R versão 3.1.1 (Team 2014), utilizando os pacotes “Ape” e “Picante” (Paradis *et al.* 2004; Kembel *et al.* 2010) com um nível de significância de 5%. A filogenia calibrada utilizada para isso está disponível em Pyron and Burbrink (2014), a partir da qual as árvores para cada bioma foram obtidas. Para se adequar a esta referência a nomenclatura da maioria das espécies não foi atualizada de acordo com as publicações mais atuais de modificações taxonômicas em alguns gêneros (*e. g. Tupinambis, Mabuya, Cnemidophorus*).

Para as análises montamos três diferentes *pools* regionais para cada bioma considerando como *pool* regional o conjunto total de espécies das taxocenoses de cada bioma. Desta forma, o *pool* regional para a Caatinga compreendeu 35 espécies (sete taxocenoses), 36 espécies para o Cerrado (sete taxocenoses) e 57 espécies para a Amazônia (sete taxocenoses). As espécies analisadas que não se encontravam na filogenia foram substituídas por espécies mais aparentadas presentes na árvore (**Amazônia:** *Anolis planiceps* por *A. chrysolepis*; *Anolis scypheus* por *A. nitens*; *Anolis tandai* por *A. meridionalis*; *Tropidurus* sp1 por *T. hygomi*. **Caatinga:** *Anotosaura*

vanzolinia por *Anotosaura collaris*; *Cnemidophorus nigrigula* por *C. lemniscatus*; *Cnemidophorus venetacaudus* por *C. lacertoides*; *Diploglossus lessonae* por *D. pleei*; *Enyalius bibronii* por *E. leechii*; *Gymnodactylus geckoides* por *Bogertia lutzae*; *Scriptosaura catimbau* por *Nothobachia ablephara*; *Stenocercus squarrosus* por *S. roseiventris*; *Tropidurus helenae* por *T. hygomi*; *Tropidurus jaguaribanus* por *T. psammonastes*; *Tropidurus semitaeniatus* por *Tropidurus bogerti*. **Cerrado:** *Cnemidophorus mumbuca* por *C. arenivagus*; *Gymnodactylus geckoides* por *Bogertia lutzae*; *Mabuya* sp. por *Mabuya bistrata*; *Psilophthalmus* sp. por *Psilophthalmus paeminus*; *Stenocercus* sp. por *Stenocercus roseiventris*; *Tropidurus semitaeniatus* por *Tropidurus bogerti*).

Resultados

CAATINGA

Composição - As sete taxocenoses analisadas apresentaram uma riqueza de espécies que variou de 13 na Esec do Seridó (RN) a 22 espécies no Parna do Catimbau (PE). O número total de espécies, somadas todas as localidades, corresponde a 35, essas distribuídas em 11 famílias. Em termos de abundância, a localidade com maior registro foi o Parna do Catimbau (PE) com 959 espécimes coletados, enquanto Santa Quitéria (CE) apresentou a menor abundância 78 espécimes, seguido de Sergipe com 132 espécimes.

Dieta - A análise de regressão entre a largura de nicho de cada taxocenose (variável independente) e a largura média de nicho das espécies em cada taxocenose (variável dependente) revelou uma tendência significativa ($y = 1,46 + 0,20x$; $p = 0,001$; $r^2 = 0,88$;

n = 7), quanto maior a largura de nicho da taxocenose maior a largura média de nicho das espécies em cada taxocenose na Caatinga, ou seja, quanto mais alimento disponível, mais as espécies expandem seus nichos alimentares. Entretanto, uma regressão entre o índice de sobreposição alimentar médio de cada taxocenose e a riqueza não revelou nenhuma tendência negativa significativa, isto é, taxocenoses com mais espécies não sobrepõem menos, o que seria esperado em taxocenoses estruturadas pela competição ($y = 0,03 + 0,005x$; $p = 0,42$; $r^2 = 0,13$; $n = 7$).

A análise de pseudocomunidades para cada área, utilizando o algoritmo RA2 e os dados de eletividade revelou que praticamente todas as taxocenoses estão estruturadas quanto ao nicho alimentar (Tabela 1). Considerando a disponibilidade de presas equiprovável, das sete taxocenoses, três estavam estruturadas, a Esec Raso da Catarina (BA), o Parna Catimbau (PE) e Santa Quitéria (CE) (Tabela 1). O teste de Mantel revelou que o padrão de sobreposição de nicho alimentar em cada taxocenose (estrutura) não tem relação significativa com a proximidade filogenética para nenhuma das taxocenoses analisadas (Tabela 2).

Microhábitat - A regressão entre a largura de nicho espacial baseada na disponibilidade de microhábitat em cada taxocenose (variável independente) e a largura média de nicho das espécies em cada taxocenose (variável dependente) não foi significativa ($p = 0,46$; $r^2 = 0,19$; $n = 5$). Ainda, a regressão entre o índice de sobreposição espacial médio (microhábitat) de cada taxocenose e os valores de riqueza de cada uma não mostrou nenhuma tendência significativa ($p = 0,53$; $r^2 = 0,14$; $n = 5$).

A análise de pseudocomunidades realizada para cada uma das taxocenoses revelou que apenas as taxocenoses da Esec Raso da Catarina (BA) e do Parna do Catimbau (PE) são estruturadas quanto ao microhábitat (Tabela 3). O teste de Mantel revelou, considerando o microhábitat, que não existe relação significativa entre a

proximidade filogenética e o padrão do uso de recursos em nenhuma das taxocenoses analisadas, sendo então a estrutura revelada nas taxocenoses mais influenciada por outros fatores, como os de origem ecológica (Tabela 2).

Estrutura filogenética - As análises de estrutura filogenética para as taxocenoses da Caatinga evidenciaram, em sua maioria, uma ausência de estrutura filogenética baseada em nas variáveis PD, NRI e NTI. Apenas Santa Quitéria (CE) e Sergipe apresentaram estrutura quanto à diversidade filogenética (PD) e Sergipe quanto ao MPD também. Em termos de PD, o Parna Catimbau (PE) (1802,36) apresentou maior valor de diversidade filogenética e Esec do Seridó (RN) (1279,48) o menor valor. Os valores de NTI das taxocenoses são diferentes do esperado ao acaso para Santa Quitéria (NTI negativo) e para o Parna da Serra da Capivara (NTI negativo), e os valores de NRI são diferentes do esperado ao acaso para Sergipe (NRI negativo). Em geral, as taxocenoses da Caatinga têm uma tendência maior à dispersão filogenética com poucas espécies congênicas [interações ecológicas atuando - valores de NTI e NRI em sua maioria são negativos (Tabela 4)].

Além disso, a correlação entre a ocorrência de espécies e a distância filogenética não foi significativa (obs.corr = 0,009; obs.corr.p = 0,82) apesar de apresentar uma relação negativa entre as variáveis. Isto indica que as taxocenoses analisadas são uma amostra aleatória do pool regional de espécies no que se refere à distância filogenética.

CERRADO

Composição - As sete taxocenoses analisadas variaram de uma riqueza de 8 espécies em Alto Araguaia (MT), Dianópolis (TO) e Alvorada do Norte (GO) a 16 espécies em Paracatu (MG) e São Domingos (GO). O número total de espécies corresponde 36, estando estas distribuídas em 11 famílias. A taxocenose com maior abundância foi a de

Mateiros (TO) com um total de 668 indivíduos registrados e a menor abundância foi em Dianópolis (TO) com um total de 105 indivíduos analisados. Os dados de abundância não se referem contudo ao total de estômagos analisados. Para maiores esclarecimentos veja (Mesquita 2005).

Dieta - A regressão entre a largura de nicho alimentar baseada na disponibilidade de alimento em cada taxocenose (variável independente) e a largura média de nicho alimentar das espécies em cada taxocenose (variável dependente) foi ($y = 0,4626x + 0,3083$; $r^2 = 0,62$; $p = 0,04$). A regressão entre o índice de sobreposição alimentar médio de cada taxocenose e a riqueza não revelou tendência entre as variáveis ($y = 53,16x + 4,87$; $r^2 = 0,24$; $p = 0,27$).

As análises de pseudocomunidades com algoritmo RA2 e eletividade mostraram que todas taxocenoses analisadas estão estruturadas. Considerando a disponibilidade de presas equiprovável, algoritmo RA2 e sem eletividade observamos que, a única que apresentou estrutura quanto ao nicho alimentar foi Alvorada do Norte - GO (Tabela 1).

O teste de Mantel com as taxocenoses do Cerrado revelou que, em sua maioria, não existe relação entre a sobreposição alimentar e a distância filogenética entre as espécies, indicando que há um papel mais atuante, neste caso, dos fatores ecológicos. Apenas a taxocenose de São Domingos (GO) apresenta relação significativa, evidenciando o papel do aspecto histórico, na estruturação do nicho alimentar desta taxocenose (Tabela 2).

Microhábitat – A análise de pseudocomunidades apontou a ausência de estrutura espacial para as quatro taxocenoses analisadas (Tabela 3). O teste de Mantel mostrou que para nenhuma das taxocenoses há relação entre a sobreposição no uso dos microhábitats e a distância filogenética (Tabela 2).

Estrutura filogenética - As análises de estrutura filogenética indicaram ausência de estruturação filogenética para as taxocenoses do Cerrado. A taxocenose com maior diversidade filogenética foi São Domingos (GO) (1494,48) e a com menor Alto Araguaia (MT) (811,46). Dianópolis, Paranã, São Domingos e Mateiros apresentaram os valores de NRI negativos, sugerindo maior efeito das interações ecológicas e dispersão filogenética. Alto Araguaia, Paracatu e Alvorada apresentaram NRI positivo, indicando agrupamento filogenético. (Tabela 4). A correlação entre a ocorrência de espécies e a distância filogenética não foi significativa (obs.corr = -0,02; obs.corr.p = 0,65) apesar de apresentar uma relação negativa entre as variáveis.

AMAZÔNIA

Composição - As sete taxocenoses analisadas apresentaram uma riqueza de espécies que variou de 16 em Roraima a 26 espécies na taxocenose de Rio Juruá. Foram registradas um total de 57 espécies, distribuídas em 11 famílias, somando-se todas as áreas amostradas.

Dieta - A regressão entre a largura de nicho alimentar de cada taxocenose e a largura média de nicho alimentar das espécies em cada taxocenose não revelou tendência entre as variáveis analisadas ($y = 0,18x + 2,62$; $r^2 = 0,38$; $p = 0,13$). Além disso, uma regressão entre o índice de sobreposição alimentar médio de cada taxocenose e a riqueza também não revelou nenhuma tendência, indicando que taxocenoses com mais espécies possivelmente não se sobrepõem menos para evitar competição ($y = 0,01x - 0,13$; $r^2 = 0,06$; $p = 0,59$).

A análise de pseudocomunidades para cada uma das áreas amostradas utilizando o algoritmo RA2 e os dados de eletividade revelou que seis das sete taxocenoses apresentam-se estruturadas quanto ao nicho alimentar (Tabela 1). A análise sem

eletividade revelou que das sete, apenas duas taxocenoses apresentam-se estruturadas. O teste de mantel não evidenciou para nenhuma das taxocenoses a influência do componente histórico na estruturação das mesmas quanto à dieta (Tabela 2).

Microhábitat – A regressão entre largura de nicho espacial baseada na disponibilidade de microhábitat em cada taxocenose (variável independente) e a largura média de nicho das espécies em cada taxocenose (variável dependente) não foi significativa ($y = 0,057x + 1,58$; $r^2 = 0,01$; $p = 0,82$), -sugerindo que os lagartos não utilizam mais microhábitats quando existe maior disponibilidade. A regressão entre a riqueza e o índice de sobreposição espacial também não foi significativa ($y = 0,018x + 0,07$; $r^2 = 0,21$; $p = 0,30$), sendo que quanto maior a riqueza maior a sobreposição de microhábitats entre espécies.

A análise de pseudocomunidades não detectou estruturação quanto ao nicho espacial para nenhuma taxocenose (Tabela 3). O teste de Mantel mostrou que das sete taxocenoses, duas (Equador e Roraima) apresentam influência filogenética em sua organização espacial (Tabela 2).

Estrutura filogenética – Para as taxocenoses da Amazônia as análises de estrutura filogenética também indicaram, no geral, uma ausência de estruturação. Apenas a taxocenose de Roraima apresentou-se estruturada quanto aos valores de NRI, indicando dispersão filogenética na mesma, e a taxocenose de Ituxi apresentou-se estruturada quanto ao NTI (com indicativo de agrupamento filogenético e alto número de espécies congênicas). A taxocenose com maior diversidade filogenética foi Rondônia (RO) (1794,65) e a com menor Roraima (RR) (1470,65). Em geral as taxocenoses da Amazônia apresentaram mais valores negativos de NRI o que poderia sugerir uma maior tendência à atuação das interações ecológicas (dispersão filogenética) para o

bioma. (Tabela 4). A correlação entre a ocorrência de espécies e a distância filogenética não foi significativa (obs.corr = -0,04; obs.corr.p = 0,11).

Variáveis ecológicas e ambientais: comparativo entre os biomas

O teste não paramétrico de comparação de médias revelou que a riqueza de espécies (KW= 12,02; p= 0,002), a riqueza de presas (KW= 13,66; p= 0), a largura de nicho alimentar média das espécies por taxocenose (KW= 9,11; p= 0,01) variam entre os biomas.

Observando globalmente as análises de estrutura filogenética, verifica-se que a distância filogenética (PD) varia entre Cerrado e Caatinga e Cerrado e Amazônia, mas não entre Amazônia e Caatinga (KW= 11,25; p= 0,03) sendo alta para estes biomas e baixa para o Cerrado. O MNTD varia entre Cerrado e Amazônia (KW= 9,80; p = 0,007) e o NTI varia entre Caatinga e Amazônia NTI (KW-H = 6,03; p = 0,05), onde o bioma florestado apresenta os valores mais positivos (várias espécies congenéricas). Os valores de NRI não variaram entre biomas (KW-H = 1,16; p = 0,56). No que se refere às regressões múltiplas entre cada uma das variáveis de estrutura filogenética e os componentes principais das variáveis ambientais não revelaram tendências significativas (Tabela 6).

O índice de sobreposição alimentar observado não apresentou diferença entre biomas, tanto no que se refere às análises com eletividade (KW= 2,40; p= 0,30) quanto com as sem eletividade (KW = 0,45; p = 0,8). Além disso, o índice não foi relacionado aos fatores ambientais testados e desta forma que não podemos corroborar a hipótese de

que em ambientes mais extremos as taxocenoses estarão mais estruturadas em termos do nicho alimentar (Tabela 5 e 6).

Apesar do que observamos no ranque do nível de estruturação (Tabela 7) em que as taxocenoses do Cerrado e Amazônia, em geral, são as com maior nível de estruturação na dieta, não se pode afirmar certamente que as taxocenoses da Caatinga são menos estruturadas que as dos outros biomas, já que estatisticamente o teste de Kruskal-Wallis não revelou diferença entre os três biomas no que se refere ao resíduo do índice de sobreposição alimentar ($KW = 4,10$; $p = 0,12$).

O índice de sobreposição espacial observado foi diferente entre os biomas ($KW = 7,28$; $p = 0,02$), o que fica evidente é que a Amazônia apresenta os maiores valores de sobreposição de microhabitats que a Caatinga. O resíduo do índice de sobreposição espacial foi diferente entre biomas ($KW = 8,81$; $p = 0,01$), sendo que Caatinga e Amazônia apresentaram maiores valores de resíduo. Pelo ranque dos resíduos podemos notar que as taxocenoses mais estruturadas são as da Amazônia e Cerrado seguidas pelas da Caatinga (Tabela 7). Contudo, devemos lembrar que esta diferença de estruturação pode ainda ser de origem histórica já que em algumas taxocenoses da Amazônia e do Cerrado obtivemos valores significativos no teste de Mantel (Tabela 2).

As variáveis ambientais, (representadas pelos fatores 1 e 2 de temperatura e precipitação da PCA) variam entre biomas. O fator 1 (temperatura) varia entre Amazônia e Cerrado e também entre Amazônia e Caatinga, onde Cerrado e Caatinga apresentam os valores maiores que os da Amazônia ($KW = 11,14$; $p = 0,003$). O fator 2 (temperatura) varia apenas entre Caatinga e Cerrado com valores maiores para o Cerrado ($KW = 8,06$; $p = 0,02$). Quanto à precipitação, o fator 1 varia apenas entre Amazônia (menor valor) e Caatinga ($KW = 17,81$; $p = 0,0001$) Já o fator 2 varia apenas entre Caatinga (menor valor) e Cerrado ($KW = 10,48$; $p = 0,0053$).

A regressão múltipla realizada entre o primeiro e segundo componentes da PCA e as variáveis ecológicas revelou poucas tendências entre os dados ecológicos e as variáveis ambientais. Pudemos observar tendências entre a riqueza de presas e o fator 2 de temperatura entre o resíduo do índice de sobreposição espacial e o fator 1 de temperatura (Tabela 6).

Discussão

Composição – No que se refere à composição de espécies, registramos para a Caatinga, Cerrado e Amazônia, respectivamente, 45% (35), 47% (36) e 61% (57) do que já foi catalogado de espécies para cada bioma (Rodrigues 2005; Ávila-Pires *et al.* 2007; Nogueira *et al.* 2009; Delfim 2012). A família mais representativa em número de espécies em todos os biomas foi Gymnophthalmidae, para a qual Caatinga, Cerrado e Amazônia apresentaram 8 (9,5%), 7 (8,3%) e 16 (19%) espécies respectivamente, o que é esperado visto que esta é a família mais representativa em número de espécies de lagartos no Brasil (84 espécies, Bérnils e Costa (2012)). *Ameiva ameiva*, de ampla distribuição em toda a América do Sul, e *Mabuya nigropunctata* foram as únicas espécies comuns nos três biomas (Nogueira 2006; Vitt *et al.* 2008).

Atualmente existem registradas para a Caatinga descritas 78 espécies de lagartos (considerando ilhas de matas relictuais – como os brejos nordestinos) (Delfim & Freire 2007), 76 para o Cerrado (Nogueira *et al.* 2011) e 94 para a Amazônia (Ávila-Pires *et al.* 2007). Em número de espécies endêmicas de lagartos, a Amazônia apresenta 81, a Caatinga 25 e o Cerrado 16 (Rodrigues 2005). A diversidade dos biomas abertos no Brasil foi subestimada durante muitos anos. Vários estudos prévios sobre a fauna do

Cerrado (Vanzolini 1963, 1976; Vitt 1991; Vitt & Caldwell 1993) indicavam-na como uma fauna depauperada, ausente de caráter e pobre em espécies e semelhante à fauna da Caatinga, que também era considerada pobre e com poucos endêmicos (Vanzolini 1974, 1976; Vanzolini *et al.* 1980), principalmente quando comparada com a fauna da Amazônia (Ávila-Pires 1995). Contudo, a conclusão de que Caatinga e Cerrado são biomas sem particularidades, pobres em espécies endêmicas e dominados por espécies hábitat-generalistas, ou que apresentam a mesma fauna correspondente à fauna da diagonal de áreas abertas da América do Sul, vem sendo questionada há algum tempo (Colli *et al.* 2002; Rodrigues 2003, 2005; Nogueira *et al.* 2011).

O conhecimento prévio sobre a fauna do Cerrado não permitia que muitas das afirmativas anteriores fossem tomadas, especialmente considerando o incipiente conhecimento da diversidade do bioma e o papel da distribuição horizontal dos diferentes hábitats do bioma (contrabalanceando com a heterogeneidade verticalizada de hábitats dos biomas florestados), sendo portanto essenciais amostragens melhor distribuídas ao longo da distribuição do bioma (Colli *et al.* 2002). De fato, a estratificação horizontal e a distribuição em mosaico dos hábitats são aceitas como fatores essenciais de estruturação das comunidades de lagartos do Cerrado não corroborando, assim, com as interpretações que descrevem a fauna de lagartos do Cerrado como pobre em espécies e equivalente à fauna de outros domínios abertos do continente, como a Caatinga. (Nogueira *et al.* 2005).

O mesmo é verdade para a Caatinga. A visão precipitada baseava-se em amostragens insuficientes e coleções pouco representativas à época dos principais estudos realizados na Caatinga. A sub-amostragem do bioma fica evidente com os dados apresentados de que, por exemplo, aproximadamente 150 locais de Caatinga tinham sido amostrados até aquele momento sendo que os dados estavam restritos à

uma coleção principal na qual a maioria de seus exemplares referem-se a amostragens de curta duração onde em geral, o maior número de registros é de espécies mais generalistas e comuns (Rodrigues 2003). Já se sabe, por exemplo, do grande número de endemismos associados principalmente às áreas de solos arenosos (Rodrigues 1987; Rodrigues 1988). Outro fato importante a ser ressaltado é a atual inserção da Caatinga dentro da Província das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (STDF), o que pode levar a uma outra abordagem dentro do contexto do bioma no que se refere aos diferentes grupos taxonômicos existentes, já que a diversificação das florestas secas é muito antiga, ocorrendo antes mesmo dos processos do Pleistoceno (Prado 2000; Pennington *et al.* 2009).

Em suma, a biodiversidade brasileira, ainda dispõe de um banco de dados incipiente para sua área, e que alguns biomas (ou regiões), podem estar mais sub-amostrados que outros, no que se concerne à fauna de lagartos (Rodrigues 2003, 2005; Cauper 2006; Ávila-Pires *et al.* 2007). Os biomas abordados neste estudo são bastante diversos entre si. Embora a Amazônia abrigue a maior riqueza de lagartos dentre os biomas brasileiros, não podemos esquecer que este é o bioma que apresenta maior extensão territorial e possivelmente melhor estudado que Cerrado e Caatinga (Colli *et al.* 2002; Rodrigues 2003, 2005).

Dieta – Das 21 taxocenoses distribuídas em três biomas, 20 apresentaram-se estruturadas quanto à dieta. Ao avaliar se a estrutura das taxocenoses nos biomas tem predominância de efeitos históricos ou ecológicos observamos que para a dieta, em sua maioria, não foi evidenciada influência direta do efeito histórico. Apenas uma taxocenose do Cerrado apresentou efeitos filogenéticos evidenciados na estruturação da dieta.

Embora a riqueza de presas seja maior na Amazônia, quando comparadas aos demais biomas, o índice de sobreposição alimentar médio não diferiu entre eles. Além disso, a largura de nicho alimentar média por espécie na Amazônia é maior que na Caatinga.

A largura de nicho alimentar de cada taxocenose (amplitude da disponibilidade de presas) não variou entre biomas. Já a largura de nicho alimentar média das espécies (consumo efetivo das presas) variou entre os biomas, sendo que a Amazônia apresenta maior largura de nicho alimentar média das espécies do que Caatinga e Cerrado. Contudo, as regressões entre as larguras de nicho (da taxocenose e média das espécies) foram significativas apenas nos biomas Caatinga e Cerrado, evidenciando que nesses biomas quanto mais alimento disponível, mais as espécies expandem seus nichos na Caatinga e no Cerrado, mas não na Amazônia.

Quanto à influência das variáveis ambientais nas variáveis ecológicas de estruturação das taxocenoses nos biomas, observamos que para as principais variáveis ecológicas (índice de sobreposição alimentar médio e índice de sobreposição espacial médio), não há tendência significativa. Já a riqueza de presas e o resíduo do índice de sobreposição espacial apresentam relação com as variáveis ambientais (regressão significativa).

O nicho alimentar é um dos principais eixos do nicho, aonde frequentemente ocorre a segregação de recursos (Pianka 1969). Assim, o nicho alimentar é um componente essencial e dinâmico das interações entre os lagartos e seu ambiente (Schoener 1974a; Duffield & Bull 1998). Quando os recursos utilizados pelas espécies de uma mesma taxocenose se sobrepõem e são limitantes, a partilha de recursos é uma estratégia para minimizar a influência no uso dos mesmos pelas espécies coexistentes (Pianka 1969; Huey & Pianka 1977). A estrutura de uma comunidade pode ser

caracterizada como determinística ou estocástica: quando os parâmetros utilizados para categorizar a taxocenose (como os recursos espaciais ou alimentares) variam ao acaso, com as espécies respondendo às alterações ambientais, a estrutura é estocástica. Caso os parâmetros da taxocenose não variem estocasticamente, permanecendo estáveis ao longo do tempo, a estrutura é considerada determinística (Pianka 1974; Vitt et al. 1999). Soma-se a isso os fatores históricos, as relações filogenéticas nos grupos de organismos, cujo papel também é expressivo na determinação dos padrões de uma taxocenose (Brooks & McLennan 1991; Brooks & McLennan 1993; Cadle & Greene 1993; Ricklefs & Schluter 1993).

Até o momento temos uma gama de estudos relativos à estrutura de taxocenoses de lagartos na Amazônia (Martins 1991; Vitt & Caldwell 1994; Vitt & Zani 1996, 1998b; Vitt *et al.* 2000; Vitt *et al.* 2007; Moraes 2008; Garda *et al.* 2013), Cerrado, Savanas amazônicas e Florestas secas (STDF) (Vitt 1991; Gainsbury & Colli 2003; Mesquita *et al.* 2006a; Mesquita *et al.* 2006b; Mesquita *et al.* 2007; Ledo 2009; Werneck *et al.* 2009; Junior 2010), além dos estudos clássicos em desertos (Pianka 1969, 1971; Pianka 1973; Huey & Pianka 1977; Pianka 1980; Ricklefs *et al.* 1981; Winemiller & Pianka 1990; Menke 2003). No bioma Caatinga ainda existem poucos estudos que abordam a estrutura das taxocenoses (Vitt 1995; Rocha & Rodrigues 2005; Ribeiro 2012; Andrade *et al.* 2013), principalmente quando levamos em consideração o uso de modelos nulos para testar a existência de estrutura (Vitt 1995). Muitos estudos têm mostrado a existência de estrutura em taxocenoses, embora parte desta estrutura deve-se à influência histórica (Vitt 1995; Vitt & Carvalho 1995; Vitt & Zani 1996).

Considerando que dentre os ambientes que estudamos (Caatinga, Cerrado e Amazônia), a Caatinga apresenta os menores índices pluviométricos e maior imprevisibilidade (Ab'Saber 2005), e como frequentemente a abundância da

artropodofauna está relacionada a esses fatores (Pinheiro *et al.* 2002), seria esperado uma maior frequência na Caatinga de taxocenoses de lagartos com estrutura de uso de presas, o que foi corroborado no presente estudo. As sobreposições de nicho foram relativamente mais baixas entre as espécies de cada taxocenose, quando comparadas com taxocenoses do Cerrado e da Amazônia, evidenciando uma compartimentalização deste recurso nestas taxocenoses, indicando forte influência de fatores ecológicos neste padrão. Verificamos também uma maior tendência à dispersão filogenética e consequente atuação das interações ecológicas nas taxocenoses da Caatinga, o que fortalece nossas conclusões. Entretanto, parte dessa estrutura pode ser de origem histórica. Vitt (1995) encontrou estrutura no que se refere à dieta da taxocenose de lagartos na Caatinga de Exu, PE, e pelo menos parte do padrão evidenciado tem influência histórica. Padrão semelhante foi descrito na caatinga do Complexo de Dunas do Rio São Francisco, BA, onde as espécies partilham o nicho alimentar e/ou espacial exibindo alta sobreposição em um dos eixos do nicho, porém segregando em outro (complementaridade de nicho), possibilitando assim a coexistência de espécies na área (Rocha & Rodrigues 2005). Os padrões observados podem ter influências históricas (Rocha & Rodrigues 2005).

Considerando o Cerrado, os padrões de uso de recurso alimentar observados, também não foram aleatórios. Alguns estudos corroboram este padrão para taxocenoses de ambientes savânicos, em detrimento de outros que não observaram estruturação. Gainsbury e Colli (2003) por exemplo, ao analisarem três taxocenoses em enclave de Cerrado no norte do Brasil, observaram que duas delas apresentavam estrutura. A taxocenose dos isolados de Cerrado em Monte Alegre (PA) também não se mostrou estruturada em relação à dieta (Mesquita 2005). Vitt e Zani (1998b), em uma área de transição entre floresta Amazônica e Cerrado em Roraima, observaram que a dieta dos

lagartos desta taxocenose não se encontra estruturada. Os indivíduos de tamanho diferentes apenas utilizam presas de diferentes tamanhos, mas não mudam o tipo de item consumido (Vitt & Zani 1998a). No Cerrado de Alto Araguaia (MT) foi observado uma maior sobreposição na dieta entre espécies senta-e-espera do que entre espécies de forrageio ativo. As espécies senta-e-espera segregam por microhábitat e os forrageadores ativos segregam por tamanho do corpo e consequentemente, por tamanho de presa (Vitt 1991). O estudo de Mesquita *et al.* (2006a) também não observou estruturação na taxocenose do bioma Cerrado (Mateiros-Jalapão, TO). Contudo, ao reanalisarmos estes dados considerando a eletividade na análise de pseudocomunidades, verificamos que as taxocenoses apresentam-se estruturadas. Werneck *et al.* (2009), em uma área de floresta tropical sazonalmente seca também observou estruturação na taxocenose de São Domingos - GO, em relação à dieta, sendo que o componente filogenético importante na manutenção da estruturação da mesma. Entretanto, muitos dos resultados dos estudos citados podem ter sido influenciados pela metodologia de análise utilizada, sendo difícil a comparação entre os mesmos, já que nem sempre foram utilizados os mesmos algoritmos de aleatorização (em geral RA2 ou RA3). Além dos algoritmos, outro ponto que deve ser padronizado na análise é o uso dos recursos pelas espécies. A maioria dos estudos considera que os recursos são distribuídos nas taxocenoses de modo equiproporcional, isto é, os diferentes recursos são distribuídos na taxocenose numa mesma proporção, o que certamente não reflete a realidade. No presente estudo, nós padronizamos as análises para todas as taxocenoses utilizando os mesmos algoritmos (RA2) além de utilizarmos o índice de eletividade como a disponibilidade de recursos, que desconsidera a distribuição dos recursos como equiproporcional. Desta forma, nossas conclusões comparativas se tornam mais plausíveis e fortalecidas. Nós observamos que para o Cerrado os fatores ecológicos

talvez estejam atuando menos intensamente que na Caatinga, mas ainda são significativos, e parecem ser mais importantes na determinação dos padrões observados do que os fatores históricos, o que foi evidenciado nas análises de estrutura filogenética.

A estrutura ecológica na dieta pode estar sendo compensada pela ausência de estrutura no microhabitat, ou seja, pode estar ocorrendo complementaridade de nicho, permitindo a coexistência entre espécies. A complementariedade de nicho em lagartos foi relatada por Schoener (1974b), que verificou que a similaridade das espécies do gênero *Anolis* ao longo de uma dimensão do nicho (alimento) implicava em dissimilaridade em outra dimensão (diâmetro do poleiro) quando os recursos são suficientemente distintos.

Apesar das disparidades entre alguns estudos, como os acima citados, vemos que o Cerrado parece ser mais afetado por fatores ecológicos que históricos, talvez em menor intensidade que na Caatinga, mas que em alguns casos parte da origem da estrutura é histórica, conforme evidenciado em estudos específicos de cada localidade. Na Amazônia, bioma de florestas úmidas, diversos estudos já registraram comunidades de lagartos com padrões não aleatórios na dieta. Vitt *et al.* (1999) descreveram uma comunidade de lagartos com 19 espécies em Santarém - PA e uma estrutura nesse caso de origem histórica; Vitt e Zani (1998b) descreveram uma comunidade com 17 espécies em área planície florestal na Nicarágua e as diferenças históricas na morfologia, nos tipos e tamanhos das presas consumidas foram associadas como as principais causas da estrutura, além da estrutura do habitat e influência de interações ecológicas; Vitt *et al.* (2000) descreveram uma taxocenose com três espécies de teiídeos na Amazônia (Rio Ituxí) e verificaram que o uso de presas não é aleatório, sendo que fatores históricos atuam na estrutura da comunidade; Na Reserva Adolpho Ducke (AM), área de floresta úmida, a taxocenose não se apresentou estruturada na dieta (Gasnier *et*

al. 1994; Luiselli 2008). Vitt e Zani (1996) descreveram uma taxocenose com 22 espécies de lagartos no leste do Equador, quando evidenciaram estruturação no consumo de presas, primariamente influenciado pela filogenia. Entretanto, ecologia, filogenia e morfologia poderiam atuar em conjunto na organização dessa taxocenose. O presente estudo corroborou resultados publicados previamente. Praticamente todas as comunidades analisadas da Amazônia apresentaram estrutura quando considerada a dieta: das sete comunidades analisadas, duas apresentaram estrutura de origem histórica segundo o teste de mantel e quatro, segundo os testes de estrutura filogenética. Possivelmente, a maior disponibilidade de recursos hídricos ao longo do ano (Nimer 1989) em comparação ao Cerrado e a Caatinga, onde recursos como disponibilidade de alimento podem variar mais (Vasconcellos *et al.* 2010), pode propiciar uma maior disponibilidade de recursos (Bandeira & Torres 1988; Franklin *et al.* 2005) sendo assim mais raros os casos de estruturação influenciada pelo estado limitante dos recursos. Nesse caso, nossas análises mostram que a maior parte das comunidades da Amazônia apresenta estrutura histórica, ou seja, quanto mais aparentadas são as espécies, mais semelhante é o recurso utilizado por elas.

Outro padrão bastante interessante encontrado é que a largura de nicho alimentar média por espécie (consumo efetivo das presas) na Amazônia é maior que na Caatinga e Cerrado, evidenciando um padrão para os biomas menos úmidos e outro para áreas florestadas, semelhante ao encontrado por Wiens *et al.* (2013), que observaram que lagartos Phrynosomatidae que ocorrem predominantemente em ambientes mais áridos tendem a ter larguras de nicho mais estreitas, enquanto espécies de ambientes mais méxicos apresentam maiores larguras de nicho alimentar, corroborando com a hipótese de que as espécies que ocorrem em ambientes mais extremos (méxicos) tendem a apresentar um estreitamento da amplitude de nicho.

A variação na precipitação influencia a disponibilidade de presas consumidas pelos lagartos diminuindo seu sucesso de forrageamento (Dunham 1980). Apesar de não termos analisado especificamente a sazonalidade, é esperado observar uma diferença na estruturação alimentar entre biomas (já que os mesmos são marcadamente diferentes em termos de precipitação e temperatura), o que não foi observado, refutando nossa hipótese de que em ambientes mais rígidos ambientalmente as taxocenoses seriam mais estruturadas (organizadas) quanto ao nicho alimentar.

A maior riqueza de presas observadas na Amazônia pode, portanto, ser apenas reflexo de uma alta riqueza de espécies de invertebrados no bioma (Bandeira & Torres 1988), ou mesmo devido ao fato de o número de presas ser positivamente correlacionado com o número de estômagos triados. O componente histórico é outro fator que pode atuar de modo mais intrínseco na estruturação do nicho alimentar dessas taxocenoses (Losos 1994; Vitt *et al.* 2003; Vitt & Pianka 2005; Wiens *et al.* 2013), mesmo não tendo sido um fator que se mostrou predominante em nossos resultados. A morfologia das e o modo de forrageamento das espécies, são fatores intimamente ligados à ingestão de presas, determinando tanto o tamanho, quanto o tipo das presas consumidas (Schoener 1968; Ricklefs *et al.* 1981; Araújo 1992; Vitt & Caldwell 1994; Pianka & Vitt 2003; Vitt & Pianka 2005).

Microhábitat - Ao contrário da dieta, não foram observados muitas taxocenoses estruturadas para o microhábitat nas taxocenoses dos três biomas analisados. Para o microhábitat das 16 taxocenoses analisadas apenas as taxocenoses da Caatinga (duas das sete) apresentaram estrutura. Ao tentarmos responder se a estrutura das taxocenoses nos biomas tem predominância de efeitos históricos ou ecológicos observamos que o praticamente todas as taxocenoses não apresentaram efeito filogenético na estruturação

do uso do microhabitat. Apenas duas taxocenoses da Amazônia apresentaram efeitos filogenéticos na estruturação do microhabitat.

Os valores médios de sobreposição espacial variam apenas entre Caatinga e Amazônia, sendo que na Amazônia as espécies apresentam maior largura de nicho e se sobrepõem mais entre si, mesmo com maior disponibilidade de microhabitats.

Se a taxocenose não está estruturada, existem duas possibilidades. Ou os recursos (microhabitats, neste caso) não são, não existindo evidências de forças competitivas atuando nessas taxocenoses (Scheibe 1987), ou a estrutura pode ser de origem histórica (Brooks & McLennan 1991). A variação do uso de microhabitats entre os clados de lagartos é mais comum do que a variação na composição da dieta (Schoener 1974b; Toft 1985) e a partição do nicho espacial é, em geral, bem suportada por dados de literatura (Pianka 1969; Pianka 1973; Pianka 1986; Vitt *et al.* 1999). Dessa forma, é plausível que a disponibilidade de tipos de presa possa moderar a seleção por microhabitats, mesmo que em termos históricos (Werneck *et al.* 2009).

Na Caatinga, Vitt (1995) ressaltou que apenas as espécies senta-e-espera segregaram primariamente por microhabitat na taxocenose de Exu - PE. Andrade *et al.* (2013) sugerem a existência de padrões de uso de espaço (habitat e microhabitat) e tempo na taxocenose da Esec do Seridó, RN. Aínda, Rocha e Rodrigues (2005) evidenciaram que a segregação no uso de microhabitat geralmente só ocorre quando as espécies não segregam no tipo de presa consumida. No Cerrado e em outras áreas secas, a maioria dos estudos já realizados indicaram ausência de estrutura no uso do microhabitat, o que pode sugerir um papel importante do componente histórico nestas taxocenoses ou mesmo uma baixa amostragem de clados superiores nas taxocenoses (Mesquita *et al.* 2006a; Mesquita *et al.* 2006b; Werneck *et al.* 2009). Em Alto Araguaia, a diferença observada entre uso de microhabitats ficou evidente entre Teiidae e

Gymnophthalmidae (Vitt 1991). As quatro taxocenoses do Cerrado analisadas não apresentaram estruturação.

Embora tenhamos observado a ausência de estrutura no uso de microhabitats em todas as comunidades que estudamos baseado no uso de microhabitats na Amazônia, a presença de padrões não aleatórios no uso do microhabitat foi amplamente relatada. Martins (1991), apesar não realizar análise de pseudocomunidades, infere que a taxocenose de Balbina (AM) com 21 espécies, apresenta-se estruturada quanto ao uso do microhabitat. Vitt *et al.* (1999) ao analisarem uma taxocenose de dezenove espécies de lagartos na Amazônia central, observaram a presença de estrutura em relação ao microhabitat, sem contudo, apresentar relação entre a utilização do microhabitat e a similaridade filogenética. Entretanto, na taxocenose do Rio Ituxí, na Amazônia,, o padrão no uso de microhabitats foi aleatório (Vitt *et al.* 2000). Garda *et al.* (2013), caracterizando a distribuição de 23 espécies de lagartos terrestres em Guajará-Mirim (RO) verificaram que o microhabitat é mais relevante na determinação da distribuição das espécies do que as afinidades filogenéticas (aspecto histórico). Vitt e Zani (1996) ao analisarem a taxocenose de Cuyabeno, no Equador, também observaram estrutura baseada microhabitat, porém, não utilizaram a análise de pseudocomunidades para tal.

Quando observamos a literatura, as taxocenoses de áreas florestadas tendem a apresentar estruturação de microhabitat, enquanto as de áreas secas não. Entretanto, observamos que mesmo para as áreas florestadas temos padrões aleatórios de estruturação. Ainda, muitos dos resultados podem estar sendo influenciados pela metodologia utilizada. A amostragem dos microhabitats por meio de busca ativa, por exemplo, por ser relativamente ineficiente. Garda *et al.* (2013) observa que o microhabitat é uma dimensão do nicho importante ao usar uma metodologia que caracteriza todo o entorno nas proximidades do local de captura. Além disso, muitos

estudos não usaram os mesmos algoritmos de aleatorização, muitas vezes sequer utilizaram algum método estatístico. Em nossas análises, foi utilizado o mesmo algoritmo (RA2), o que fortalece nossas conclusões, de ausência de estrutura. Neste caso, a base filogenética parece exercer maior influência (como observado algumas taxocenoses), mesmo que não haja estruturação, já que estes recursos, provavelmente, não são limitantes nestas taxocenoses. Ainda, a inferência de estruturação espacial das taxocenoses de ambientes florestados pode ser falaciosa no sentido da amostragem em termos de número de clados nas áreas florestadas (amazônicas) ser mais ampla, devido ao maior número de clados nesses ambientes, além do fato de que a variabilidade de microhábitats entre biomas pode estar sendo subestimada nas amostragens dos estudos em áreas abertas, já que sabemos que a variabilidade de microhábitats nas áreas abertas é maior em escala horizontal (sendo mais difícil uma ampla amostragem). A aparente abundância de microhábitats, mesmo que verticalizados, no ambiente florestado pode explicar uma menor competição ao longo do nicho espacial. Contudo, fatores históricos, ou mesmo a seleção de microhábitats por disponibilidade de presas preferenciais, podem também atuar na manutenção desta aleatoriedade quanto à estrutura de microhábitats (Scheibe 1987; Losos 1994; Werneck *et al.* 2009).

A ausência de estrutura no uso de microhábitats ser influenciada pela presença de estrutura na dieta em muitas comunidades, ou seja, pode ocorrer a complementaridade de nicho, que ocorre em geral quando espécies que se sobrepõem em um eixo do nicho segregam em outro facilitando assim a sua coexistência (Huey 1979; Catenazzi & Donnelly 2007). Os estudos clássicos sobre complementariedade de nicho com lagartos do gênero *Anolis* mostram o uso diferenciado da altura em poleiros por tamanho de indivíduos (fêmeas ou machos jovens vs. machos adultos), sendo que as classes que mais se sobrepõem em microhábitat se sobrepõem menos em tipo de presa

(Schoener 1968) Losos *et al.* (2003), em um trabalho também com lagartos do gênero *Anolis*, observou que a complementaridade de nicho ocorre entre espécies menos aparentadas, sugerindo que a intensidade das interações ecológicas entre as espécies pode estar relacionada à filogenia, mas não são necessariamente as espécies mais proximamente relacionadas que interagem mais fortemente. Vitt *et al.* (1999) mostraram que a sobreposição no uso de microhabitat e dieta estão positivamente relacionados nas espécies de lagartos da taxocenose amazônica de Curuá-Uná, ao contrário do que é previsto pela hipótese de complementaridade, o mesmo ocorre quando apenas as quatro espécies do gênero *Anolis* da comunidade são analisadas.

Em contrapartida, é evidente a diferença entre os índices de sobreposição espacial entre Caatinga e Amazônia, de forma que podemos inferir que na Amazônia as taxocenoses tendem a ser menos estruturadas espacialmente do que na Caatinga (veja Tabela 7), sendo tanto a influência histórica como o aspecto ecológico agentes que moldam os padrões de utilização dos microhabitats dos clados nas taxocenoses da Amazônia. Para a Caatinga, mesmo sabendo que temos sempre o reflexo da história evolutiva do grupo, os padrões observados parecem refletir principalmente as interações ecológicas entre os diferentes clados.

O resíduo do índice de sobreposição espacial observado foi a única variável associada às variáveis ambientais (precipitação), de forma que quanto maior o valor do fator 1 de precipitação menor o valor do resíduo, ou seja, mais próximo do acaso o índice de sobreposição se encontra, o que remete a uma taxocenose menos estruturada. Assim, extremos de precipitação (mais chuva ou menos chuva) acabam por resultar em aleatoriedade de estruturação e não em organização da taxocenose. Em ambientes como Caatinga e Cerrado, com espécies de plantas sazonais semidecíduas e/ou decíduas (Rodal 1992; Araújo *et al.* 2005; Lenza & Klink 2006), com o aumento da precipitação

observa-se o crescimento de novas folhas, gramíneas, arbustos e/ou herbáceas com o consequente incremento no número de recursos os lagartos, o que poderia acarretar numa ausência de estruturação por competição. Na Amazônia, ambiente mais úmido e com chuvas mais constantes que nos outros biomas (Ab'Saber 2005), além de maiores índices de precipitação, existe maior variabilidade de microhabitats (Duellman 1989). Seria interessante testar o efeito da sazonalidade na estruturação de microhabitats entre estes biomas.

Vemos que os padrões de uso de microhabitats nas taxocenoses desses três biomas refletem as relações evolutivas, as interações ecológicas e as condições ambientais (Losos 1994; Garda *et al.* 2013) de forma que quanto mais extremas as taxas de precipitação menos estruturadas estão as taxocenoses. Apesar da temperatura, representar a variabilidade ambiental entre áreas e influenciar a distribuição das espécies de lagartos, sua história de vida e a aptidão dos indivíduos em adquirir recursos (Schall & Pianka 1978; Huey 1982; Buckley & Jetz 2010; Mesquita & Colli. 2010; Aragón & Fitze 2014; Mesquita *et al.* no prelo) não observamos nenhuma relação significativa entre temperatura e sobreposição de nichos espacial ou temporal. Outros fatores, como a competição interespecífica (Pianka 1974; Pianka 1986; Scheibe 1987) podem ser mais predominantes na estruturação destas taxocenoses.

Outra relação interessante observada é que a largura de nicho alimentar média por espécie (consumo efetivo das presas) na Amazônia é maior que na Caatinga e Cerrado, evidenciando um padrão para os biomas menos úmidos e outro para o florestal. Wiens *et al.* (2013) observaram que na família Phrynosomatidae as espécies que ocorrem predominantemente em ambientes mais áridos tendem a ter larguras de nicho mais estreitas, enquanto espécies de ambientes mais méxicos apresentam a largura de nicho mais ampla. O que não corrobora com a hipótese de que espécies de ambientes

extremos, em um dado eixo do nicho, tendem a apresentar nichos mais estreitos. Além disso, as espécies de ambientes mais áridos, como desertos, são não especializadas, havendo uma pequena tendência das espécies de gradientes extremos (altos) de precipitação serem mais especializadas. Outro fator importante é que a diversidade de phrynostomatídeos é relativamente maior em áreas desérticas do que em áreas mésicas, sendo explicada mais pelo efeito do tempo do que pelas taxas de diversificação das espécies. (Wiens *et al.* 2013).

Estrutura Filogenética – A distância filogenética é maior na Amazônia do que no Cerrado, e maior na Caatinga que no Cerrado, sendo que Caatinga e Amazônia não diferem entre si. Os valores da distância filogenética média do parente mais próximo de todas as espécies (MNTD) são diferentes apenas entre Cerrado e Amazônia com o primeiro apresentando maior valor. Os valores de MPD e NRI não variam entre biomas. Contudo, o NRI foi negativo para a maioria das taxocenoses, podendo indicar uma maior tendência à dispersão filogenética com predominância de interações ecológicas.

O índice de táxon mais próximo líquido (NTI) varia entre Amazônia e Caatinga, sendo que a Amazônia apresenta valores mais positivos ou próximos a zero indicando que suas taxocenoses apresentam menor número de espécies congênicas ou cofamiliares. A relação entre variáveis ambientais e variáveis de estrutura filogenética mostrou existência de relação significativa negativa apenas entre o MPD e a precipitação.

A filogenética de comunidades é uma respeitável ferramenta para detectar a força fundamental que estrutura as comunidades (Webb *et al.* 2002; Vamوسي *et al.* 2009; Pausas & Verdú 2010). Sabe-se que os processos estruturadores/formadores das taxocenoses estão condicionados à escala espacial empregada. Em pequenas escalas

espaciais o papel das interações ecológicas (competição, consequente dispersão filogenética) é evidente. Em escalas maiores espera-se que os filtros ambientais (consequente agrupamento filogenético) estruturam as taxocenoses pois espécies com tolerâncias e/ou requerimentos ambientais parecidos devem, possivelmente, distribuir-se por habitats similares (Webb *et al.* 2002).

Ao tentarmos detectar as forças atuantes nas taxocenoses de lagartos na Caatinga, Cerrado e Amazônia, podemos observar que há possivelmente uma maior atuação de interações ecológicas nos biomas. Contudo, como não observamos diferença do modelo nulo na maioria das taxocenoses, poderíamos inferir que há efeito nulo do componente filogenético nestas taxocenoses no que se refere a padrões de estruturação. Possivelmente as taxocenoses em cada bioma convergiram para o tipo de organização apresentada de forma a apresentar dispersão filogenética (Webb 2000; Webb *et al.* 2002; Vamosi *et al.* 2009). Contudo, na Caatinga podemos inferir com mais propriedade a tendência da atuação das interações ecológicas (e dispersão filogenética), já que observamos padrões não aleatórios (um para NRI e dois para NTI). Além disso, a distância filogenética na Caatinga, em duas taxocenoses, foi alta e diferente do acaso, corroborando o padrão de dispersão filogenética observado para o bioma. Efeitos históricos, em geral, são mais evidentes em clados mais distantes entre si filogeneticamente (Mesquita *et al.* 2006a), enquanto fatores ecológicos são melhor observados entre espécies mais próximas filogeneticamente (Vitt & Pianka 2005). Os valores de NTI negativos para a maior parte das taxocenoses da Caatinga, indicam o pouco número de táxons congênericos ou cofamiliares corroborando esta tendência à dispersão filogenética no bioma.

Outras condições ambientais, tais como o fogo, ou a sazonalidade do bioma poderiam estar atuando nas taxocenoses de lagartos do Cerrado, principalmente em

termos de filtros ambientais. Sabe-se que este é um agente natural de perturbação nas savanas tropicais, que modifica a estrutura de comunidades animais e vegetais e transforma a paisagem, além disso, tem um importante papel evolutivo e ecológico nas savanas (Leite 2007; Pennington *et al.* 2009). Lagartos de Cerrado são adaptados à passagem do fogo e, geralmente, procuram abrigos tais como buracos e/ou cupinzeiros para se proteger durante a passagem do mesmo, e em muitos casos até aumentam sua abundância e atividade aproveitando-se dos benefícios do período pós-fogo (*e.g.*, aumento da disponibilidade de artrópodes) (Costa *et al.* 2013). Contudo, ainda devemos levar em consideração a presença dos fatores históricos, de forma que as adaptações podem estar refletindo herança filogenética (Losos 1994), já que para pelo menos uma taxocenose no Cerrado [São Domingos, vide também Werneck e Colli (2006)] observamos influência da filogenia na dieta.

Em termos de estrutura filogenética, as espécies vegetais de áreas de florestas sazonalmente secas apresentaram um alto índice de conservatismo de nicho e um alto grau de estrutura filogenética geográfica, sugerindo que é mais provável que linhagens ocorrentes em *Seasonal Tropical Dry Forests* - STDF colonizem outras áreas do que plantas de outras áreas desenvolvam adaptações necessárias para viver em áreas de STDF (Pennington *et al.* 2009). Desta forma se considerarmos, segundo as novas perspectivas a Caatinga como uma floresta sazonalmente seca (STDF) (Prado 2000; Pennington *et al.* 2009; Albuquerque *et al.* 2012) o que observamos para as espécies de lagartos é algo semelhante, como uma maior influência dos fatores ecológicos (e consequente dispersão filogenética) atuando na estruturação destas taxocenoses. Deste modo concluímos que há maior atuação de interações ecológicas na Caatinga e um maior agrupamento filogenético na Amazônia e parcialmente no Cerrado, devido à atuação das condições ambientais e ampla disponibilidade de recursos (Colli *et al.*

2002). A maior oferta de recursos na Amazônia contribui para uma menor estruturação das taxocenoses (ou mais dificilmente detectada) que na Caatinga e Cerrado. Por outro lado, Caatinga e Cerrado que são mais similares entre si em termos abióticos apresentando sazonalidade climática com regime mais seco (quando comparados, à Amazônia) tendem a apresentar maior estruturação nas suas taxocenoses.

Referências

1.
Ab'Saber, A. (2005). *Os domínios de natureza no Brasil: Potencialidades paisagísticas*. 3 edn, São Paulo.
2.
Albuquerque, U.P.d., Araújo, E.d.L., El-Deir, A.C.A., Lima, A.L.A.d., Souto, A., Bezerra, B.M. *et al.* (2012). Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. *The Scientific World Journal*, 2012, 18.
3.
Anderson, T.M., Lachance, M.A. & Starmer, W.T. (2004). The relationship of phylogeny to community structure: The Cactus Yeast community. *The American naturalist*, 164, 709 - 721.
4.
Andrade, M.J.M.d., Sales, R.F.D. & Freire, E.M.X. (2013). Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotropica*, 13.
5.
Aragón, P. & Fitze, P.S. (2014). Geographical and Temporal Body Size Variation in a Reptile: Roles of Sex, Ecology, Phylogeny and Ecology Structured in Phylogeny. *PLoS ONE*, 9, e104026.
6.
Araújo, A.F.B. (1992). Estrutura morfométrica de comunidades de lagartos de áreas abertas do litoral Sudeste e Brasil Central. UNICAMP Campinas, p. 191.
7.
Araújo, F.S.d., Rodal, M.J.N. & Barbosa, M.R.d.V. (2005). *Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga - Suporte a estratégias regionais de Conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF.
8.
Ávila-Pires, T.C.S. (1995). Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zool. Verh. Leiden*, 299, 1-706.
9.
Ávila-Pires, T.C.S., Hoogmoed, M.S. & Vitt, L.J. (2007). Herpetofauna da Amazônia. In: *Herpetologia no Brasil II* (eds. Nascimento, LB & Oliveira, ME). Sociedade Brasileira de Herpetologia Belo Horizonte, pp. 13 - 43.
10.
Bandeira, A.G. & Torres, M.F.P. (1988). Considerações sobre densidade, abundância e variedade de invertebrados terrestres em áreas florestais de Carajás, Sudeste da Amazônia. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Série Zoologia*, 4, 191 - 199.
11.
Bérnills, R.S. & Costa, H.C. (2012). RÉPTEIS BRASILEIROS: LISTA DE ESPÉCIES. Available at: <http://www.sbherpetologia.org.br/> Last accessed 17/08/2014 2014.
12.
Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1991). *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*, Chicago.
- 13.

- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. (1993). Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographic perspectives* (eds. Ricklefs, RE & Schluter, D). University of Chicago Press Chicago, Illinois, USA, pp. 267 - 280
- 14.
- Buckley, L.B. & Jetz, W. (2010). Lizard community structure along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, 79, 358-365.
- 15.
- Cadle, J.E. & Greene, H.W. (1993). Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds. E., RR & D., S) Chicago, pp. 281-293.
- 16.
- Catenazzi, A. & Donnelly, M. (2007). Distribution of geckos in northern Peru: Long-term effect of strong ENSO events? *Journal of Arid Environments*, 71, 327-332.
- 17.
- Cauper, G.C.B. (2006). *Biodiversidade Da Amazônia*. Centro Cultural dos Povos da Amazônia-CCPA, Manaus.
- 18.
- Chase, J.M., Abrams, P.A., Grover, J.P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R.D. *et al.* (2002). The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5, 302-315.
- 19.
- Colli, G.R., Bastos, R.P. & Araújo, A.F.B. (2002). The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical Savanna* (eds. Oliveira, PS & Marquis, RJ). Columbia University Press New York, pp. 223 - 241.
- 20.
- Connell, J. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: *Ecology and evolution of communities* (eds. Cody, ML & Diamond, JM). Belknap Press Cambridge, MA, pp. 460-490.
- 21.
- Costa, B.M., Pantoja, D.L., Vianna, M.C.M. & Colli, G.R. (2013). Direct and Short-Term Effects of Fire on Lizard Assemblages from a Neotropical Savanna Hotspot. *Journal of Herpetology*, 47, 502-510.
- 22.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection*. first edn edn, London.
- 23.
- Delfim, F.R. (2012). Riqueza e padrões de distribuição dos lagartos do Domínio Morfoclimático da Caatinga. In: *Centro de Ciências Exatas e da Natureza*. Universidade Federal da Paraíba, p. 239.
- 24.
- Delfim, F.R. & Freire, E.M.X. (2007). Os Lagartos Gimnoftalmídeos (Squamata: Gymnophthalmidae) Do Cariri Paraibano E Do Seridó Do Rio Grande Do

Norte,Nordeste Do Brasil: Considerações Acerca Da Distribuição Geográfica E Ecologia. *Oecologia Brasiliensis* 11, 365-382.

25.

Dias, B.F.S. (1992). Cerrados: uma caracterização. In: *Alternativa de desenvolvimento dos cerrados: manejo e conservação dos recursos naturais renováveis* (ed. Dias, FBS). IBAMA Brasília, pp. 11 - 25.

26.

Diniz-Filho, J.A.F. (2000). *Métodos Filogenéticos Comparativos*. Holos Editora, Ribeirão Preto SP.

27.

Duellman, W. (1989). Tropical Herpetofaunal Communities: Patterns of Community Structure in Neotropical Rainforests. In: *Vertebrates in Complex Tropical Systems* (eds. Harmelin-Vivien, M & Bourlière, F). Springer New York, pp. 61-88.

28.

Duffield, G.A. & Bull, C.M. (1998). Seasonal and ontogenetic changes in the diet of the Australian skink *Egernia stokesii*. *Herpetologica*, 54, 414-419.

29.

Dunham, A.E. (1980). An Experimental Study of Interspecific Competition Between the Iguanid Lizards *Sceloporus Merriami* and *Urosaurus Ornatus*. *Ecological Monographs*, 50, 309-330.

30.

Elton, C. (1946). Competition and the Structure of Ecological Communities. *Journal of Animal Ecology*, 15, 54 - 68.

31.

Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity *Biological Conservation*, 61, 1 - 10.

32.

Franklin, E., Magnusson, W. & Luizão, F.J. (2005). Relative effects of biotic and abiotic factors on the composition of soil invertebrates communities in an Amazonian savannah. *Appl. Soil Ecol.* , 29, 259 - 273.

33.

Gainsbury, A.M. & Colli, G.R. (2003). Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. *Biotropica*, 35, 503-519.

34.

Garda, A.A., Wiederhecker, H.C., Gainsbury, A.M., Costa, G.C., Pyron, R.A., Calazans Vieira, G.H. *et al.* (2013). Microhabitat Variation Explains Local-scale Distribution of Terrestrial Amazonian Lizards in Rondônia, Western Brazil. *Biotropica*, n/a-n/a.

35.

Gasnier, T.R., Magnusson, W.E. & Lima, A.P. (1994). Foraging activity and diet of four sympatric lizard species in a tropical rainforest. *Journal of Herpetology*, 28, 187 - 192.

36.

Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2010). EcoSim: Null models software for ecology. (ed. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, V).

37.

Harvey, P.H. & Pagel, M.D. (1991). The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press (Oxford and New York).

38.

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.

39.

Huey, R.B. (1979). Parapatry and niche complementarity of Peruvian desert geckos (*Phyllodactylus*): the ambiguous role of competition. *Oecologia (Berl)*, 38, 249 - 259.

40.

Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia* (eds. Gans, C & Pough, FH). Academic Press,. London London, pp. 25-91.

41.

Huey, R.B. & Pianka, E.R. (1977). Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: Mabuya). *Ecology*, 58, 119-128.

42.

IBGE (2004). Mapa de Biomas do Brasil, primeira aproximação. IBGE Rio de Janeiro

43.

Junior, M.T. (2010). Os lagartos do vale do rio Peruaçu, MG, Brasil: Aspectos biogeográficos, história natural e implicações para a conservação. In: *Departamento de Zoologia*. Universidade de São Paulo São Paulo, p. 132.

44.

Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D. *et al.* (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464.

45.

Lancaster, J. & Belyea, L.R. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 402-416.

46.

Lawlor, L.R. (1980). Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *The American naturalist*, 116, 394 - 408.

47.

Ledo, R.M.D. (2009). Estrutura de comunidades e biogeografia de lagartos em Matas de Galeria do Cerrado. In: *Instituto de Ciência Biológicas*. Universidade de Brasília Brasília, DF, p. 108.

48.

Leite, D.L.P. (2007). Efeitos do fogo sobre a taxocenose de lagartos em áreas de Cerrado sensu stricto no Brasil Central. Universidade de Brasília Brasília, p. 111.

49.

Lenza, E. & Klink, C.A. (2006). Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Brazilian Journal of Botany*, 29, 627-638.

50.

Losos, J.B. (1994). Historical contingency and lizard community ecology. In: *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives* (eds. J., VL & Pianka, ER). Princeton Univ. Press Princeton, pp. 319-333.

51.

Losos, J.B., Leal, M., Glor, R.E., de Queiroz, K., Hertz, P.E., Rodriguez Schettino, L. *et al.* (2003). Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*, 424, 542-545.

52.

Luiselli, L. (2008). Do lizard communities partition the trophic niche? A worldwide meta-analysis using null models. *Oikos*, 117, 321-330.

53.

Martins, M. (1991). The lizards of Balbina, Central Amazonia, Brazil: a qualitative analysis of resource utilization. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26, 179-190.

54.

McPeck, M.A. & Miller, T.E. (1996). Evolutionary Biology and Community Ecology. *Ecology*, 77, 1319-1320.

55.

Menke, S.B. (2003). Lizard community structure across a grassland-creosote bush ecotone in the Chihuahuan Desert. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1829-1838.

56.

Mesquita, D., Colli, G. & Vitt, L. (2007). Ecological release in lizard assemblages of neotropical savannas. *Oecologia*, 153, 185-195.

57.

Mesquita, D.O. (2005). Estrutura de taxocenoses de lagartos em áreas de Cerrado e de Savanas Amazônicas do Brasil. In: *DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA* Brasília, p. 190.

58.

Mesquita, D.O., Colli, G.R., Costa, G.C., Costa, T.B., Shepard, D.B., Vitt, L.J. *et al.* (no prelo). Life history patterns of lizards of the world *The American naturalist*.

59.

Mesquita, D.O., Colli, G.R., França, F.G.R. & Vitt, L.J. (2006a). Ecology of a Cerrado Lizard Assemblage in the Jalapão Region of Brazil. *Copeia*, 2006, 460-471.

60.

Mesquita, D.O. & Colli., G.R. (2010). Life history patterns in South American tropical lizards. In: *Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución* (eds. Gallegos, OH, Cruz, FRM & Sánchez, JFM). Universidad Autónoma del Estado de México México, pp. 45-71.

61.

Mesquita, D.O., Costa, G.C. & Colli, G.R. (2006b). Ecology of an Amazonian Savanna lizard assemblage in Monte Alegre, Pará State, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1, 61-71.

62.

Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G. *et al.* (2004). *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions* Conservation International Mexico.

63.

MMA (2008a). *Mapas de cobertura vegetal dos biomas brasileiros*. 2 edn.

64.

MMA (2008b). Unidades de Conservação Federais do Brasil. (ed. AMBIENTE, MDM). ICMBIO - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade; DIUSP - Diretoria de Unidades de Conservação de Uso Sustentável e Populações Tradicionais; DIREP - Diretoria de Unidades de Conservação de Proteção Integral; Base cartográfica digital e Biomas ano 2004- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística BRASÍLIA, DF, p. Imagem de relevo: GTOPO do U.S. Geological Survey (USGS).

65.

Moraes, L.F.P.d. (2008). Diversidade Beta em comunidades de lagartos em duas Ecorregiões distintas na Amazônia. In: *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia INPA*. Universidade Federal do Amazonas UFAM Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais da Amazônia p. 31.

66.

Nimer, E. (1989). Climatologia da região norte. In: *Climatologia do Brasil*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE Rio de Janeiro, Brasil, pp. 363 - 392

67.

Nogueira, C., Colli, G.R. & Martins, M. (2009). Local richness and distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, 34, 83-96.

68.

Nogueira, C., Ribeiro, S., Costa, G.C. & Colli, G.R. (2011). Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, 38, 1907-1922.

69.

Nogueira, C., Valdujo, P.H. & França, F.G.R. (2005). Habitat variation and lizard diversity in a Cerrado area of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40, 105-112.

70.

Nogueira, C.d.C. (2006). Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado. In: *Departamento de Ecologia*. Universidade de São Paulo São Paulo, p. 295.

71.

Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289 - 290.

72.

Pausas, J.G. & Verdú, M. (2010). The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience*, 60, 614-625.

73.

Pennington, R.T., Lavin, M. & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437-457.

74.

Pianka, E.R. (1969). Habitat Specificity, Speciation, and Species Density in Australian Desert Lizards. *Ecology*, 50, 498-502.

- 75.
- Pianka, E.R. (1971). Lizard Species Density in the Kalahari Desert. *Ecology*, 52, 1024-1029.
- 76.
- Pianka, E.R. (1973). The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53-74.
- 77.
- Pianka, E.R. (1974). Niche Overlap and Diffuse Competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71, 2141-2145.
- 78.
- Pianka, E.R. (1975). Niche relations of desert lizards. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds. Cody, M & Diamond, J). Harvard University Press, pp. 292 - 314.
- 79.
- Pianka, E.R. (1980). Guild structure in desert lizards. *Oikos*, 194-201.
- 80.
- Pianka, E.R. (1986). *Ecology and Natural History of Desert Lizards. Analyses of the Ecological Niche and Community Structure*. Princeton, New Jersey.
- 81.
- Pianka, E.R. & Vitt, L.J. (2003). From racerunners to night lizards. In: *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity* (ed. Press, UoC) Berkeley, pp. 193-210.
- 82.
- Pinheiro, F., Diniz, I.R., Coelho, D. & Bandeira, M.P.S. (2002). Seasonal pattern of insect abundance in the brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, 27, 132 - 136.
- 83.
- Prado, D.E. (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinb. J. Bot.*, 57, 437 - 461.
- 84.
- Prado, D.E. (2003). As Caatingas da América do Sul. In: *Ecologia e conservação da caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMC) Recife, pp. 3-74.
- 85.
- Pyron, R.A. & Burbrink, F.T. (2014). Early origin of viviparity and multiple reversions to oviparity in squamate reptiles. *Ecology Letters*, 17, 13-21.
- 86.
- Ribeiro, S.C. (2012). Partilha de recurso espacial e temporal em uma guilda de lagartos diurnos habitando lajeiros na Caatinga, Nordeste do Brasil. In: *Ecologia da Caatinga Curso de Campo 2011* (eds. Leal, IR, Meiado, MV, Rabanni, ARC & Siqueira Filho, JA). PrintPex Petrolina-PE, pp. 409 - 429.
- 87.
- Ricklefs, R.E., Cochran, D. & Pianka, E.R. (1981). A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology*, 62, 1447-1483.
- 88.
- Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. (1999). *Ecology*. 4th edn.
- 89.

- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993). Species diversity: regional and historical influences. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds. E., RR & D., S). The University of Chicago Press Chicago, pp. 350-363.
90.
- Rocha, P.L.B. & Rodrigues, M.T. (2005). Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco River, northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 45, 261-284.
91.
- Rodal, M.J.N. (1992). Fitossociologia da vegetação arbustivo-arbóreo em quatro áreas de caatinga em Pernambuco. In: *Instituto de Biologia*. UNICAMP Campinas, p. 224.
92.
- Rodrigues, M.T. (1987). Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). In: *Workshop on Neotropical distribution patterns* (eds. Vanzolini, PE & Heyer, WR) HELD, pp. 305-315.
93.
- Rodrigues, M.T. (1988). Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). In: *Proceedings of a workshop on Neotropical distributions patterns* (eds. Heyer, WR & Vanzolini, PE). Academia Brasileira de Ciências Rio de Janeiro, Brasil, pp. 305 - 315.
94.
- Rodrigues, M.T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: *Ecologia e conservação da Caatinga* (eds. Leal, IR, Tabarelli, M & Silva, JMC). Editora Universitária UFPE Recife, pp. 181-236.
95.
- Rodrigues, M.T. (2005). The Conservation of Brazilian Reptiles: Challenges for a Megadiverse Country. *Conservation Biology*, 19, 659-664.
96.
- Schall, J.J. & Pianka, E.R. (1978). Geographical Trends in Numbers of Species. *Science*, 201, 679-686.
97.
- Scheibe, J.S. (1987). Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology*, 1424-1436.
98.
- Schoener, T.W. (1968). The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology*, 49, 704-726.
99.
- Schoener, T.W. (1974a). The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71, 4169-4172.
100.
- Schoener, T.W. (1974b). Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185, 27-39.
101.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of Diversity. *nature*, 163, 688-688.
102.

- Sokal, R.R. (1979). Testing statistical significance of geographic variation patterns. *Systematic Zoology*, 28, 227 - 232.
103.
- Team, R.D.C. (2014). R: A Language and Environment for Statistical Computing. (ed. Computing, RFFS) Vienna, Austria.
104.
- Toft, C.A. (1985). Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1, 21.
105.
- Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C. & Webb, C.O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18, 572-592.
106.
- Vanzolini, P.E. (1963). Problemas faunísticos do Cerrado. In: *Simpósio sobre o Cerrado* (ed. Ferri, M). Editora da Universidade de São Paulo São Paulo, pp. 307 - 320.
107.
- Vanzolini, P.E. (1974). Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brasil (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 28, 61-90.
108.
- Vanzolini, P.E. (1976). On the lizards of a Cerrado-Caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 29, 111-119.
109.
- Vanzolini, P.E., Ramos, C.A.M.M. & Vitt, L.J. (1980). *Répteis das Caatingas*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
110.
- Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A.M., Araujo, H.F.P., Oliveira, E.S. & Oliveira, U. (2010). Seasonality of insects in a semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54, 471 - 476.
111.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B. & Pareyn, F.G.C. (2002). *ECORREGIÕES Propostas para o Bioma Caatinga*. 1a edn, Recife: .
112.
- Vitt, L., Magnusson, W.E., Ávila-Pires, T.C. & Lima, A.P. (2008). *Guia de Lagartos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central*. Áttema Design Editorial, Manaus.
113.
- Vitt, L.J. (1991). An Introduction to the Ecology of Cerrado Lizards. *Journal of Herpetology*, 25, 79-90.
114.
- Vitt, L.J. (1995). The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil. *Occasional papers of the Oklahoma Museum of Natural History*, 1-29.
115.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (1993). Ecological Observations on Cerrado Lizards in Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 27, 46-52
116.

- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (1994). Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology*, 234, 463-476.
117.
- Vitt, L.J. & Carvalho, C.M. (1995). Niche Partitioning in a Tropical Wet Season: Lizards in the Lavrado Area of Northern Brazil. *Copeia*, 1995, 305-329.
118.
- Vitt, L.J., Colli, G.R., Caldwell, J.P., Mesquita, D.O., Garda, A.A. & França, F.G.R. (2007). Detecting Variation in Microhabitat Use in Low-Diversity Lizard Assemblages across Small-Scale Habitat Gradients. *Journal of Herpetology*, 41, 654-663.
119.
- Vitt, L.J. & Pianka, E.R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 7877-7881.
120.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., Cooper, W.E., Jr. & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American naturalist*, 162, 44-60.
121.
- Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Avila-Pires, T.C.S., Espósito, M.C. & Miles, D.B. (2000). Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. *Oecologia*, 122, 410-420.
122.
- Vitt, L.J. & Zani, P.A. (1996). Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1313-1335.
123.
- Vitt, L.J. & Zani, P.A. (1998a). Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the Northern Amazon of Brazil *Journal of tropical ecology*, 14, 63 - 86.
124.
- Vitt, L.J. & Zani, P.A. (1998b). Prey use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 537-559.
125.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. & Espósito, M.C. (1999). Historical Ecology of Amazonian Lizards: Implications for Community Ecology. *Oikos*, 87, 286-294.
126.
- Webb, C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American naturalist*, 156, 145-155.
127.
- 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.
128.
- Werneck, F.D.P., Colli, G.R. & Vitt, L.J. (2009). Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology*, 34, 97-115.
129.
- Werneck, F.P. & Colli, G.R. (2006). The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography*, 33, 1983-1992.
130.

- Westoby, M. (2006). Phylogenetic ecology at world scale, a new fusion between ecology and evolution. *Ecology*, 87, S163-S165.
- 131.
- Wiens, J.J., Kozak, K.H. & Silva, N. (2013). Diversity and niche evolution along aridity gradients in North American lizards (Phrynosomatidae). *Evolution*, 67, 1715-1728.
- 132.
- Winemiller, K.O. & Pianka, E.R. (1990). Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60, 27-55.

Tabelas

Tabela 1. Índices de sobreposição alimentar observados e simulados e significância para as taxocenoses amostrada na Caatinga, Cerrado e Amazônia na análise de pseudocomunidades utilizando o algoritmo RA2 com e sem os valores de eletividade. As taxocenoses estruturadas apresentam seus valores de p em negrito.

Biomas	Local	Valores com RA2 e eletividade			Valores com RA2 e sem eletividade		
		Índ. sobrepos. alim. obs.	Índ. sobrepos. alim. sim.	p	Índ. sobrepos. alim. obs.	Índ. sobrepos. alim. sim.	p
Caatinga	Esec Aiuaba	0,17	0,37	0	0,46	0,37	0,99
Caatinga	Esec do Seridó	0,08	0,36	0	0,75	0,36	1
Caatinga	Esec Raso da Catarina	0,14	0,35	0	0,27	0,35	0,0003
Caatinga	Parna Catimbau	0,12	0,34	0	0,26	0,34	0,0002
Caatinga	Parna Serra da Capivara	0,12	0,33	0	0,42	0,33	0,99
Caatinga	Santa Quitéria	0,07	0,17	0	0,14	0,17	0,02
Caatinga	Sergipe	0,09	0,21	0	0,19	0,21	0,21
Cerrado	Alvorada do Norte	0,17	0,28	0,005	0,18	0,28	0,01
Cerrado	Dianópolis	0,08	0,25	0	0,20	0,25	0,12
Cerrado	Mateiros	0,14	0,39	0	0,48	0,39	0,99
Cerrado	Paracatu	0,16	0,40	0	0,45	0,40	0,84
Cerrado	Paranã	0,13	0,35	0	0,36	0,35	0,56
Cerrado	São Domingos	0,13	0,35	0	0,36	0,35	0,63
Cerrado	Alto Araguaia	0,08	0,43	0	0,47	0,43	0,92
Amazônia	Amazonas	0,07	0,35	0	0,33	0,35	0,18
Amazônia	Cemex	0,37	0,38	0,36	0,33	0,37	0,01
Amazônia	Equador	0,08	0,37	0	0,42	0,37	0,99
Amazônia	Ituxi	0,08	0,33	0	0,33	0,33	0,43
Amazônia	Rio Juruá	0,09	0,38	0	0,34	0,38	0,01
Amazônia	Rondônia	0,08	0,38	0	0,40	0,82	0,17
Amazônia	Roraima	0,11	0,35	0	0,37	0,35	0,77

Tabela 2. Valores de r e p do teste de Mantel para dieta e microhabitat das taxocenoses da Caatinga que apresentam dados de microhabitat.

Bioma	Local	Dieta	Dieta	Microhabitat	Microhabitat
		Estatística de Mantel (r)	p	Estatística de Mantel (r)	p
Caatinga	Esec Aiuaba	0,08	0,25	-0,01	0,60
Caatinga	Esec do Seridó	-0,05	0,68	-0,10	0,82
Caatinga	Esec Raso da Catarina	-0,24	0,98	-0,18	0,96
Caatinga	Parna Catimbau	-0,18	0,98	-0,03	0,70
Caatinga	Parna Serra da Capivara	0,12	0,10	-0,17	0,92
Caatinga	Santa Quitéria	-0,06	0,70	-	-
Caatinga	Sergipe	-0,20	0,89	-	-
Cerrado	Alvorada do Norte	-0,29	0,84	0,04	0,61
Cerrado	Dianópolis	0,21	0,22	-	-
Cerrado	Mateiros	0,15	0,12	0,15	0,31
Cerrado	Paracatu	-0,11	0,80	-	-
Cerrado	Paranã	0,13	0,48	-0,23	0,93
Cerrado	São Domingos	0,17	0,03	0,02	0,45
Cerrado	Alto Araguaia	-0,12	0,73	-	-
Amazônia	Amazonas	0,11	0,08	0,11	0,07
Amazônia	Cemex	-0,04	0,69	0,01	0,48
Amazônia	Equador	0,07	0,17	0,09	0,04
Amazônia	Ituxi	-0,13	0,96	-0,14	0,96
Amazônia	Rio Juruá	0,03	0,30	0,04	0,23
Amazônia	Rondônia	-0,04	0,71	-0,16	0,97
Amazônia	Roraima	0,08	0,20	0,11	0,02

Tabela 3. Índices de sobreposição espacial observados e simulados e significância para taxocenoses da Caatinga na análise de pseudocomunidades utilizando apenas o algoritmo RA2 sem dados de eletividade. Os valores cujas taxocenoses apresentaram estrutura encontram-se em negrito.

Bioma	Local	Índice de sobreposição observado (microhábitat)	Índice de sobreposição simulado (microhábitat)	p
Caatinga	Esec Aiuaba	0,27	0,32	0,05
Caatinga	Esec do Seridó	0,25	0,26	0,36
Caatinga	Esec Raso da Catarina	0,23	0,30	0,0004
Caatinga	Parna Catimbau	0,30	0,34	0,04
Caatinga	Parna Serra da Capivara	0,23	0,25	0,20
Cerrado	Alvorada do Norte	0,27	0,25	0,66
Cerrado	Mateiros	0,52	0,43	0,95
Cerrado	Paraná	0,23	0,23	0,42
Cerrado	São Domingos	0,32	0,30	0,70
Amazônia	Amazonas	0,55	0,47	0,95
Amazônia	Cemex	0,44	0,38	0,97
Amazônia	Equador	0,44	0,40	0,89
Amazônia	Ituxi	0,43	0,33	0,99
Amazônia	Rio Juruá	0,44	0,36	0,99
Amazônia	Rondônia	0,46	0,34	1,00
Amazônia	Roraima	0,27	0,32	0,08

Tabela 4. Índices relativos à estrutura filogenética das taxocenoses dos biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia. Os valores significativos estão em negrito. ca: Caatinga; ce: Cerrado; am: Amazônia.

Área	Bioma	Riqueza	PD.obs	Quantile	NTI	Quantile	NRI	Quantile
Aiuaba	Ca	16,00	1372,51	0,41	0,13	0,46	0,40	0,29
Capivara	Ca	18,00	1610,44	0,87	-1,76	0,95	0,67	0,22
Catimbau	Ca	22,00	1802,36	0,86	-0,63	0,75	-0,96	0,83
Raso	Ca	19,00	1618,52	0,75	-0,25	0,62	-0,67	0,73
Seridó	Ca	13,00	1279,48	0,73	-0,93	0,82	-0,40	0,60
Sergipe	Ca	15,00	1503,24	0,96	-0,99	0,83	-1,53	0,98
Santa Quitéria	Ca	16,00	1577,22	0,98	-1,91	0,97	-0,82	0,79
Amazonas	Am	18,00	1548,39	0,68	-0,46	0,67	-0,27	0,55
Cemex	Am	21,00	1691,47	0,60	-0,54	0,70	-0,51	0,66
Equador	Am	22,00	1676,19	0,32	0,29	0,39	-0,05	0,47
Ituxi	Am	20,00	1496,19	0,11	2,12	0,02	-0,52	0,66
Rio Juruá	Am	26,00	1788,06	0,09	0,99	0,17	0,54	0,27
Rondônia	Am	24,00	1794,65	0,40	-0,05	0,52	0,62	0,24
Roraima	Am	16,00	1470,65	0,81	-0,12	0,55	-1,33	0,95
Alto Araguaia	Ce	8,00	811,46	0,18	0,50	0,31	0,79	0,19
Dianópolis	Ce	8,00	968,83	0,79	-0,99	0,82	-0,73	0,74
Mateiros	Ce	14,00	1354,88	0,75	-0,35	0,65	-0,40	0,60
Paracatu	Ce	16,00	1363,17	0,34	-0,70	0,76	0,85	0,18
Paranã	Ce	13,00	1277,09	0,68	0,07	0,50	-0,93	0,84
São Domingos	Ce	16,00	1494,48	0,82	-0,53	0,71	-1,03	0,86
Alvorada do Norte	Ce	8,00	872,09	0,38	-0,25	0,60	1,16	0,13

Tabela 5. Resultados da comparação de médias das variáveis ecológicas e filogenéticas entre biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia (n= 21 para dieta; n= 16 para microhabitat). Os valores significativos estão em negrito. São apresentadas as variáveis ecológicas testadas e os valores de Kruskal-Wallis e p.

Variável ecológica	KW-H	p
Índice de sobreposição observado - dieta	2,40	0,30
Resíduo entre índice observado e simulado – dieta	4,10	0,13
Riqueza de espécies	12,02	0,003
Riqueza de presas	13,67	0,001
Largura de nicho da taxocenose - dieta	1,16	0,56
Largura média de nicho das espécies - dieta	9,11	0,01
Índice de sobreposição observado – microhabitat	7,28	0,03
Resíduo entre índice observado e simulado – microhabitat	8,80	0,01
Riqueza de microhabitats	8,59	0,01
Largura de nicho da taxocenose – microhabitat	7,04	0,03
Largura média de nicho das espécies - microhabitat	1,57	0,45
Diversidade filogenética - PD	11,25	0,004

Tabela 6. Resultado da regressão múltipla entre as variáveis ecológicas (ou filogenéticas) e as variáveis ambientais (fatores 1 e 2 de temperatura e precipitação da PCA). Diferenças significativas estão em negrito.

Variável dependente	R²	F	p
Índice de sobreposição alimentar observado	0,01	0,05	0,99
Resíduo do índice de sobreposição alimentar observado	0,21	1,11	0,38
Riqueza de presas	0,48	3,71	0,02
Largura de nicho alimentar da taxocenose	0,21	1,08	1,08
Largura de nicho alimentar média das espécies	0,39	2,58	0,07
Índice de sobreposição espacial observado	0,44	2,20	0,13
Resíduo do índice de sobreposição espacial observado	0,58	3,90	0,03
Riqueza de microhábitats	0,23	0,82	0,53
Largura de nicho espacial da taxocenose	0,48	2,63	0,09
Largura de nicho espacial média das espécies	0,19	0,65	0,63
MPD	0,27	1,48	0,25
NRI	0,26	1,44	0,26
MNTD	0,20	1,06	0,40
NTI	0,26	1,47	0,25
PD	0,34	2,08	0,13

Tabela 7. Valores dos resíduos (em módulo) entre o índice de sobreposição alimentar observado e o índice de sobreposição alimentar simulado e entre o índice de sobreposição espacial observado e o índice de sobreposição espacial simulado. Os valores dos resíduos estão em ordem decrescente. Am= Amazônia; Ce= Cerrado; Ca= Caatinga.

Taxocenoses (dieta)	Bioma	Resíduo (módulo) entre índice de sobreposição alimentar observado e simulado	Taxocenoses (microhabitat)	Bioma	Resíduo (módulo) entre índice de sobreposição espacial observado e simulado
Alto Araguaia	Ce	0,34	Rondônia	Am	0,12
Rondônia	Am	0,29	Ituxí	Am	0,10
Rio Juruá	Am	0,29	Mateiros	Ce	0,09
Equador	Am	0,28	Amazonas	Am	0,08
Seridó	Ca	0,28	Rio Juruá	Am	0,08
Amazonas	Am	0,27	Raso	Ca	0,07
Mateiros	Ce	0,26	Cemex	Am	0,06
Ituxí	Am	0,25	Aiuaba	Ca	0,05
Paracatu	Ce	0,24	Roraima	Am	0,05
Roraima	Am	0,24	Equador	Am	0,04
São Domingos	Ce	0,22	Catimbau	Ca	0,04
Paraná	Ce	0,22	Alvorada do norte	Ce	0,02
Catimbau	Ca	0,22	São Domingos	Ce	0,02
Capivara	Ca	0,21	Capivara	Ca	0,02
Raso	Ca	0,21	Seridó	Ca	0,01
Aiuaba	Ca	0,19	Paraná	Ce	0,01
Dianópolis	Ce	0,17	-	-	-
Sergipe	Ca	0,12	-	-	-
Alvorada do norte	Ce	0,12	-	-	-
Santa Quitéria	Ca	0,10	-	-	-
Cemex	Am	0,01	-	-	-

Figuras

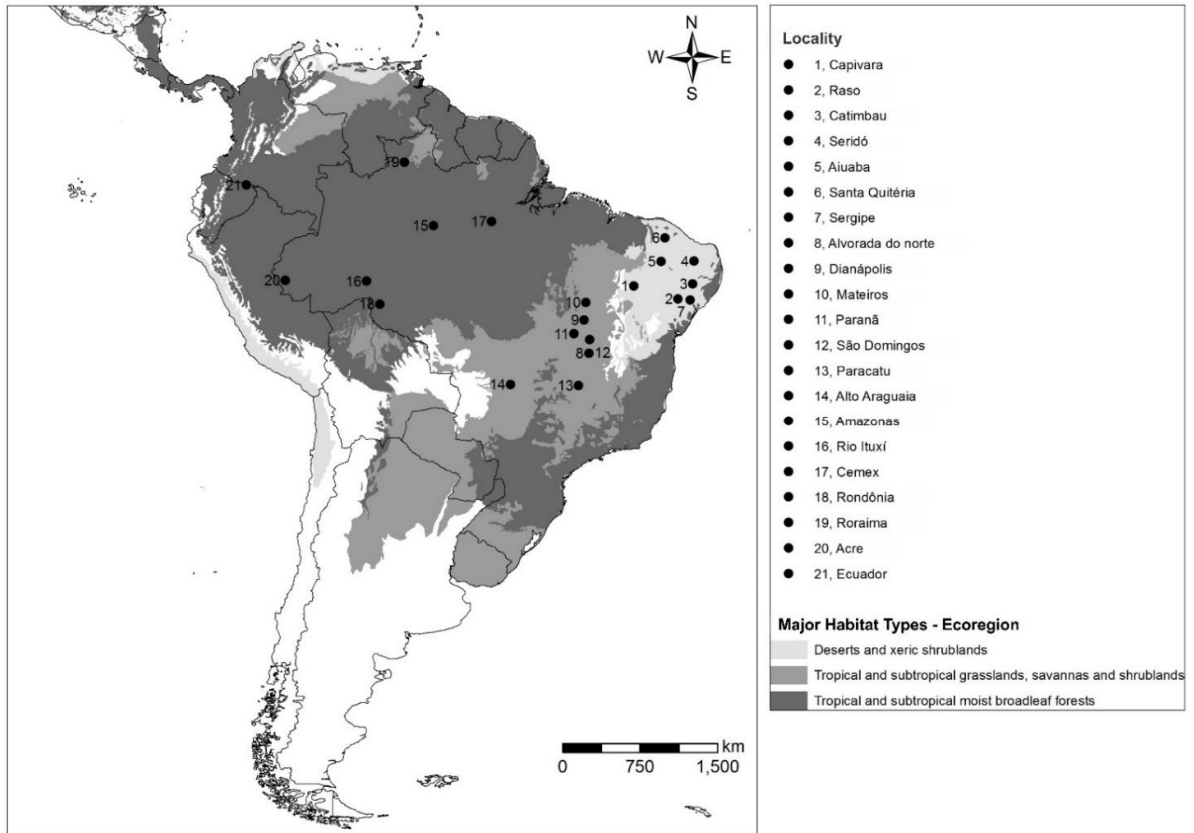


Figura 1. Mapa das áreas amostradas. Os pontos de 1 a 7 pertencem ao bioma Caatinga, de 8 a 14 ao bioma Cerrado e de 15 a 21 ao bioma Amazônia. Ecorregiões utilizadas no mapa baseadas em *Olson et. al 2001 (Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. 51(11): 933-938. Bioscience).*

Material suplementar

Apêndice 1.

Espécies das sete taxocenoses da Caatinga: Esec Raso da Catarina (BA), Parna da Serra da Capivara (PI), Parna do Catimbau (PE), Esec do Seridó (RN), Esec de Aiuaba (CE), município de Santa Quitéria (CE), e Sergipe.

	Esec Raso da Catarina BA	Parna Serra da Capivara PI	Parna do Catimbau PE	Esec do Seridó RN	Esec de Aiuaba CE	Santa Quitéria CE	Sergipe
Dipoglossidae							
<i>Dipoglossus lessonae</i>			X			X	X
Gekkonidae							
<i>Hemidactylus agrius</i>				X	X	X	
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>	X	X	X		X		
<i>Hemidactylus mabouia</i>			X		X		X
<i>Lygodactylus klugei</i>	X	X	X	X	X	X	X
Gymnophthalmidae							
<i>Acratosaura mentalis</i>	X		X				X
<i>Anotosaura vanzolinia</i>	X	X	X			X	
<i>Colobosaura modesta</i>		X					
<i>Micrablepharus maximiliani</i>		X	X		X	X	
<i>Procellosaurinus erythrocerus</i>		X					
<i>Psilophthalmus paeminus</i>	X						
<i>Scriptosaura catimbau</i>			X				
<i>Vanzosaura rubricauda</i>			X	X	X	X	X
Iguanidae							
<i>Iguana iguana</i>	X	X		X	X	X	X
Leiosauridae							
<i>Enyalius bibronii</i>	X	X	X				
Phyllodactylidae							

<i>Gymnodactylus geckoides</i>	X		X	X	X	X	X
<i>Phyllopezus periosus</i>			X	X			
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	X	X	X	X	X	X	X
Polychrotidae							
<i>Polychrus acutirostris</i>	X		X				X
Scincidae							
<i>Mabuya agmosticha</i>			X				
<i>Mabuya heathi</i>	X		X	X	X	X	X
<i>Mabuya macrorhyncha</i>	X						X
<i>Mabuya nigropunctata</i>		X					
Sphaerodactylidae							
<i>Coleodactylus meridionalis</i>	X		X		X	X	X
Teiidae							
<i>Ameiva ameiva</i>	X	X		X	X	X	X
<i>Cnemidophorus aff.nigrigula</i>	X						
<i>Cnemidophorus ocellifer</i>		X	X	X	X	X	X
<i>Cnemidophorus venetacaudus</i>		X					
<i>Tupinambis merianae</i>	X	X	X	X	X	X	X
Tropiduridae							
<i>Stenocercus squarrosus</i>		X					
<i>Tropidurus cocorobensis</i>	X		X				
<i>Tropidurus heleneae</i>		X					
<i>Tropidurus hispidus</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>					X		
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	X	X	X	X		X	X
Abundância	503	618	959	344	581	78	132
Riqueza	19	18	22	13	16	16	17

Apêndice 2

Espécies das sete taxocenoses do bioma Cerrado: Alto Araguaia (MT), Dianópolis (TO), Mateiros (GO), Paracatu (MG), Paranã (TO), São Domingos (GO), Alvorada do Norte (GO).

	Alto Araguaia MT	Dianópolis TO	Mateiros GO	Paracatu MG	Paraná TO	São Domingos GO	Alvorada do Norte GO
Gekkonidae							
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>		X	X				
<i>Lygodactylus klugei</i>						X	
Diploglossidae							
<i>Ophiodes striatus</i>				X			
Gymnophthalmidae							
<i>Bachia bresslaui</i>				X			
<i>Cercosaura ocellata</i>				X			
<i>Cercosaura schreibersii</i>	X						
<i>Colobosaura modesta</i>			X	X		X	X
<i>Micrablepharus atticolus</i>				X			
<i>Micrablepharus maximiliani</i>			X		X	X	X
<i>Vanzosaura rubricauda</i>		X	X				
Iguanidae							
<i>Iguana iguana</i>			X		X	X	X
Leiosauridae							
<i>Enyalius bilineatus</i>				X			
Phyllodactylidae							
<i>Gymnodactylus geckoides</i>		X	X		X	X	
<i>Phyllopezus pollicaris</i>					X	X	
Polychrotidae							
<i>Anolis meridionalis</i>	X			X			
<i>Anolis nitens</i>			X		X	X	

<i>Polychrus acutirostris</i>			X	X		X	
Scincidae							
<i>Mabuya dorsivittata</i>				X			
<i>Mabuya frenata</i>	X			X			
<i>Mabuya guaporicola</i>		X		X	X		X
<i>Mabuya heathi</i>			X				
<i>Mabuya nigropunctata</i>			X	X	X	X	
<i>Mabuya sp</i>						X	
Sphaerodactilidae							
<i>Coleodactylus meridionalis</i>		X			X	X	
Teiidae							
<i>Ameiva ameiva</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cnemidophorus mumbuca</i>		X	X				
<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	X			X	X	X	X
<i>Kentropyx paulensis</i>				X			
<i>Tupinambis merianae</i>					X	X	X
<i>Tupinambis quadrilineatus</i>			X			X	
<i>Tupinambis teguixin</i>					X		
Tropiduridae							
<i>Tropidurus etheridgei</i>	X						
<i>Tropidurus itambere</i>				X			
<i>Tropidurus montanus</i>	X						
<i>Tropidurus oreadicus</i>		X	X		X	X	X
<i>Tropidurus spinulosus</i>	X						
Riqueza	8	8	14	16	13	16	8
Abundância	197	105	668	397	426	439	183

Apêndice 3

Espécies das sete taxocenoses da Amazônia: Amazonas (AM), Cemex (PA), Equador, Ituxi (AM), Rio Juruá (AC), Rondônia (RO), Roraima (RR).

	Amazonas	Cemex	Equador	Ituxi	Rio Juruá	Rondônia	Roraima
Dactyloidae							
<i>Anolis fuscoauratus</i>	X	X	X	X	X	X	
<i>Anolis ortonii</i>		X	X	X	X		
<i>Anolis planiceps</i>							X
<i>Anolis punctatus</i>	X	X	X	X	X	X	
<i>Anolis scypheus</i>			X				
<i>Anolis tandai</i>	X			X	X		
<i>Anolis trachyderma</i>		X	X		X		
<i>Anolis transversalis</i>	X			X	X	X	
Gekkonidae							
<i>Hemidactylus mabouia</i>		X		X			
<i>Hemidactylus palaichthus</i>							X
Gymnophthalmidae							
<i>Alopoglossus angulatus</i>	X		X		X	X	
<i>Alopoglossus atriventris</i>			X	X	X		
<i>Arthrosaura reticulata</i>	X	X	X			X	X
<i>Bachia dorbignyi</i>						X	
<i>Cercosaura argulus</i>	X		X		X	X	
<i>Cercosaura eigenmanni</i>				X		X	
<i>Cercosaura ocellata</i>	X	X		X	X		
<i>Gymnophthalmus underwoodi</i>							X
<i>Iphisa elegans</i>	X		X		X	X	
<i>Leposoma oswaldoi</i>						X	

<i>Leposoma parietale</i>				X			
<i>Leposoma percarinatum</i>		X				X	X
<i>Potamites ecpleopus</i>		X	X		X		
<i>Potamites juruazensis</i>					X		
<i>Ptychoglossus. brevifrontalis</i>					X		
<i>Tretioscincus oriximinensis</i>							X
Hoplocercidae							
<i>Enyalioides laticeps</i>			X		X		
<i>Enyalioides palpebralis</i>					X		
Leiosauridae							
<i>Enyalius leechii</i>		X					
Phyllodactylidae							
<i>Thecadactylus rapicauda</i>		X					X
<i>Thecadactylus solimoensis</i>	X		X		X	X	
Polychrotidae							
<i>Polychrus marmoratus</i>		X					
Scincidae							
<i>Mabuya bistrata</i>				X			
<i>Mabuya carvalhoi</i>							X
<i>Mabuya nigropunctata</i>	X	X	X	X	X	X	X
Sphaerodactylidae							
<i>Chatogecko amazonicus</i>	X	X		X		X	X
<i>Coleodactylus septentrionalis</i>							X
<i>Gonatodes concinnatus</i>			X				
<i>Gonatodes hasemani</i>				X	X	X	
<i>Gonatodes humeralis</i>	X	X	X		X	X	X
<i>Lepidoblepharis xanthostigma</i>			X				
<i>Pseudogonatodes guianensis</i>					X		

Teiidae

<i>Ameiva ameiva</i>	X	X		X	X	X	X
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>		X					
<i>Crocodilurus lacertinus</i>	X						
<i>Kentropyx altamazonica</i>				X		X	
<i>Kentropyx calcarata</i>		X				X	
<i>Kentropyx pelviceps</i>	X		X	X	X		
<i>Tupinambis longilineus</i>				X			
<i>Tupinambis teguixin</i>			X			X	X

Tropiduridae

<i>Plica plica</i>		X		X	X	X	
<i>Plica umbra</i>	X	X	X	X	X	X	
<i>Stenocercus roseiventris</i>					X		
<i>Tropidurus hispidus</i>							X
<i>Tropidurus spl</i>						X	
<i>Uracentron flaviceps</i>			X				
<i>Uranoscodon superciliosus</i>	X	X		X		X	X

Abundância	267	453	395	253	375	448	326
Riqueza	18	21	22	20	26	24	16

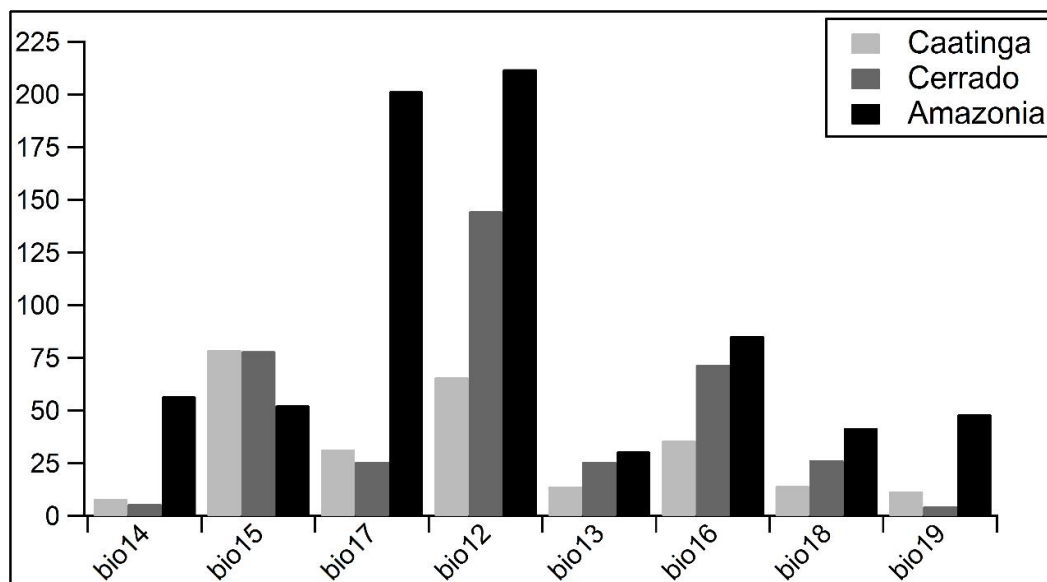
Apêndice 4

Número de itens alimentares, número de estômagos, e número de categorias de presa (numéricas e volumétricas) para os biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia.

Bioma	Local	N itens alimentares	N estômagos não vazios	N categorias numéricas	N categorias volumétricas
Caatinga	Esec do Seridó-RN	1205	235	27	21
Caatinga	Esec Raso da Catarina-BA	3882	377	27	24
Caatinga	Esec Aiuaba-CE	5501	419	24	20
Caatinga	Parna Serra da Capivara-PI	5366	438	22	22
Caatinga	Parna Catimbau-PE	9890	661	26	23
Caatinga	Santa Quitéria-CE	1565	158	22	16
Caatinga	Sergipe	924	107	21	17
Cerrado	Alto Araguaia (MT)	1916	197	25	24
Cerrado	Dianópolis (TO)	1033	94	17	14
Cerrado	Mateiros (GO)	4869	610	29	27
Cerrado	Paracatu (MG)	1149	303	23	20
Cerrado	Paranã (TO)	1166	81	16	13
Cerrado	São Domingos (GO)	1180	230	21	18
Cerrado	Alvorada do Norte (GO)	896	58	16	14
Amazônia	Amazonas	1989	265	30	30
Amazônia	Cemex	3690	450	32	32
Amazônia	Equador	2940	391	30	30
Amazônia	Ituxi	2036	251	29	29
Amazônia	Rio Juruá	1895	369	30	30
Amazônia	Rondônia	4032	447	32	32
Amazônia	Roraima	2228	324	32	32

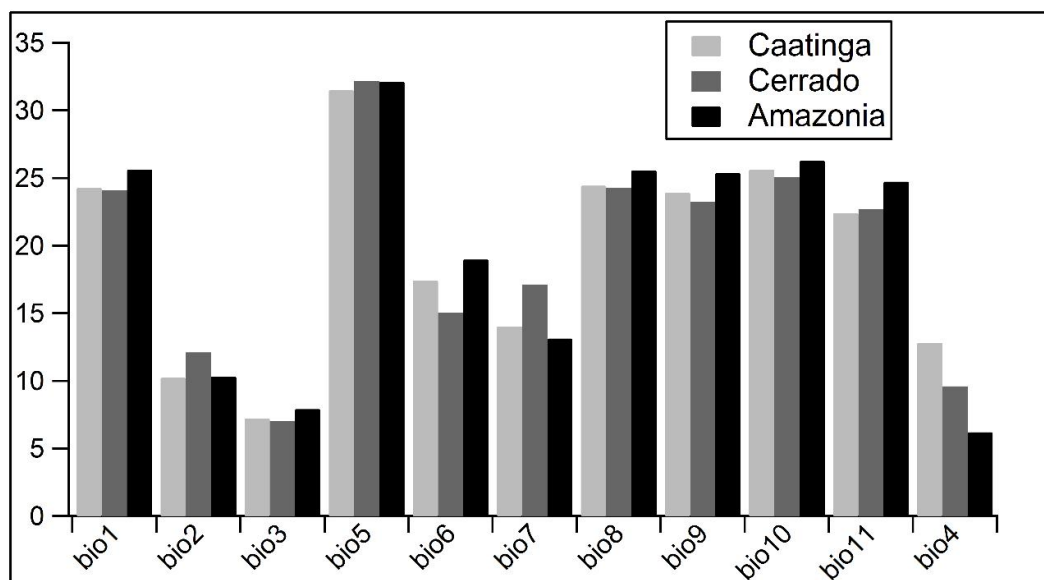
Apêndice 5

Climograma a partir dos dados do World Clim para os biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia. Variáveis de precipitação, resolução 10 min, dias atuais.



Apêndice 6

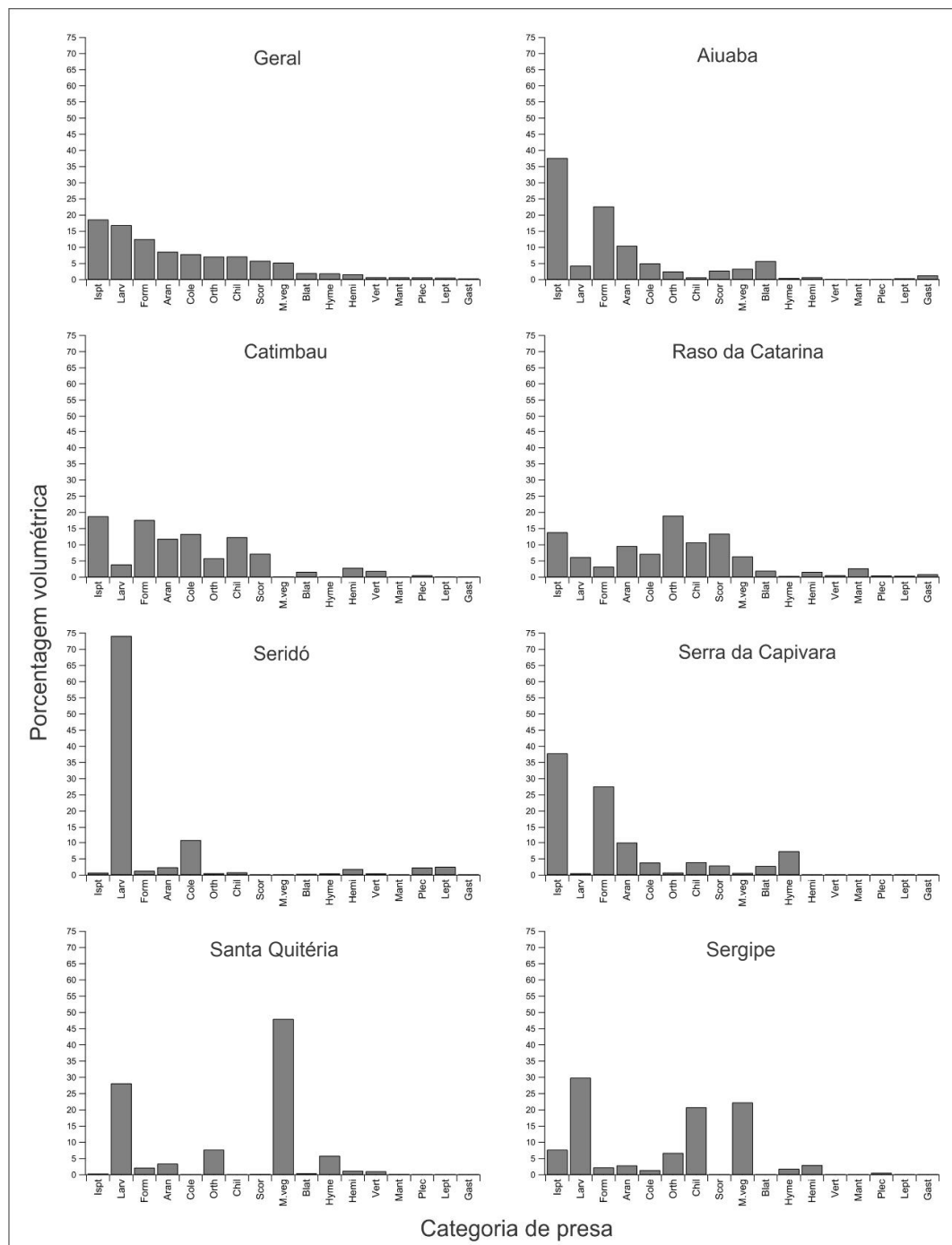
Climograma a partir dos dados do World Clim para os biomas Caatinga, Cerrado e Amazônia. Variáveis de temperatura, resolução 10 min, dias atuais. Os valores da variável BIO4 foram divididos por 10, para melhor visualização no gráfico.



Apêndice 7

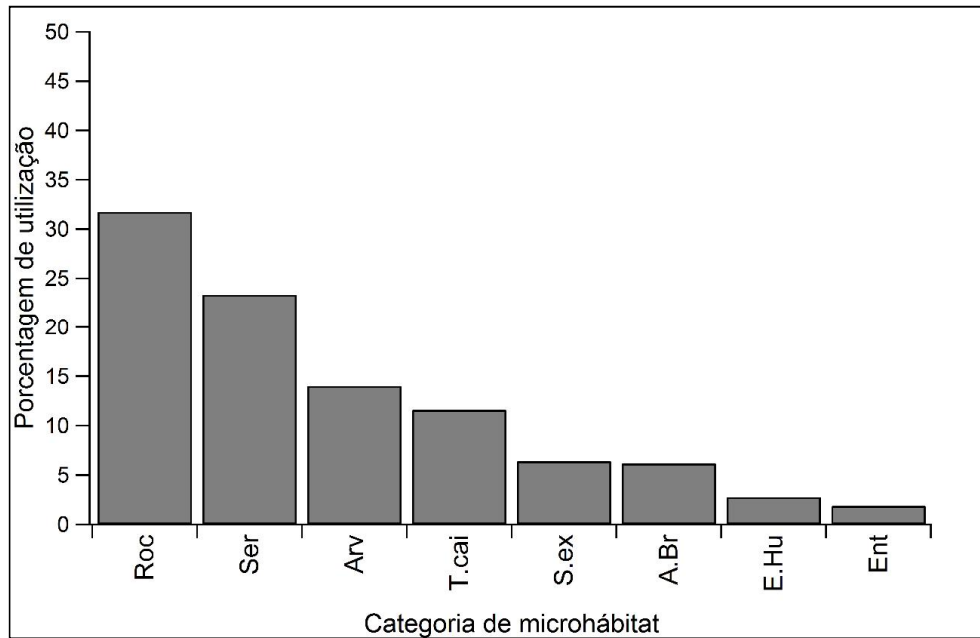
Representatividade das categorias de presas utilizadas, em porcentagem volumétrica, para cada taxocenose de Caatinga amostrada e com todas taxocenoses agrupadas. Estão representadas apenas as categorias com consumo mínimo de 1% em pelo menos uma das taxocenoses.

Categorias com menos de 1% foram retiradas da representação. Legenda: Ispt= Isoptera; L_in= larva de inseto; For= Formicidae; Ara= Araneae; Cole= Coleoptera; Ort= Orthoptera; Chi= Chilopoda; Sco= Scorpionida; M_ve= Material vegetal; Bla= Blattodea; Hym= Hymenoptera; Hem= Hemiptera; Ver= Vertebrata; Man= Mantodea; Ple= Plecoptera; Lep= Lepdoptera; Gas= Gastropoda. Áreas: Esec Aiuaba (CE), Parna Catimbau (PE), Esec Seridó (RN), Esec Raso da Catarina (BA), Parna Serra da Capivara (PI), Santa Quitéria, (CE) e Sergipe.



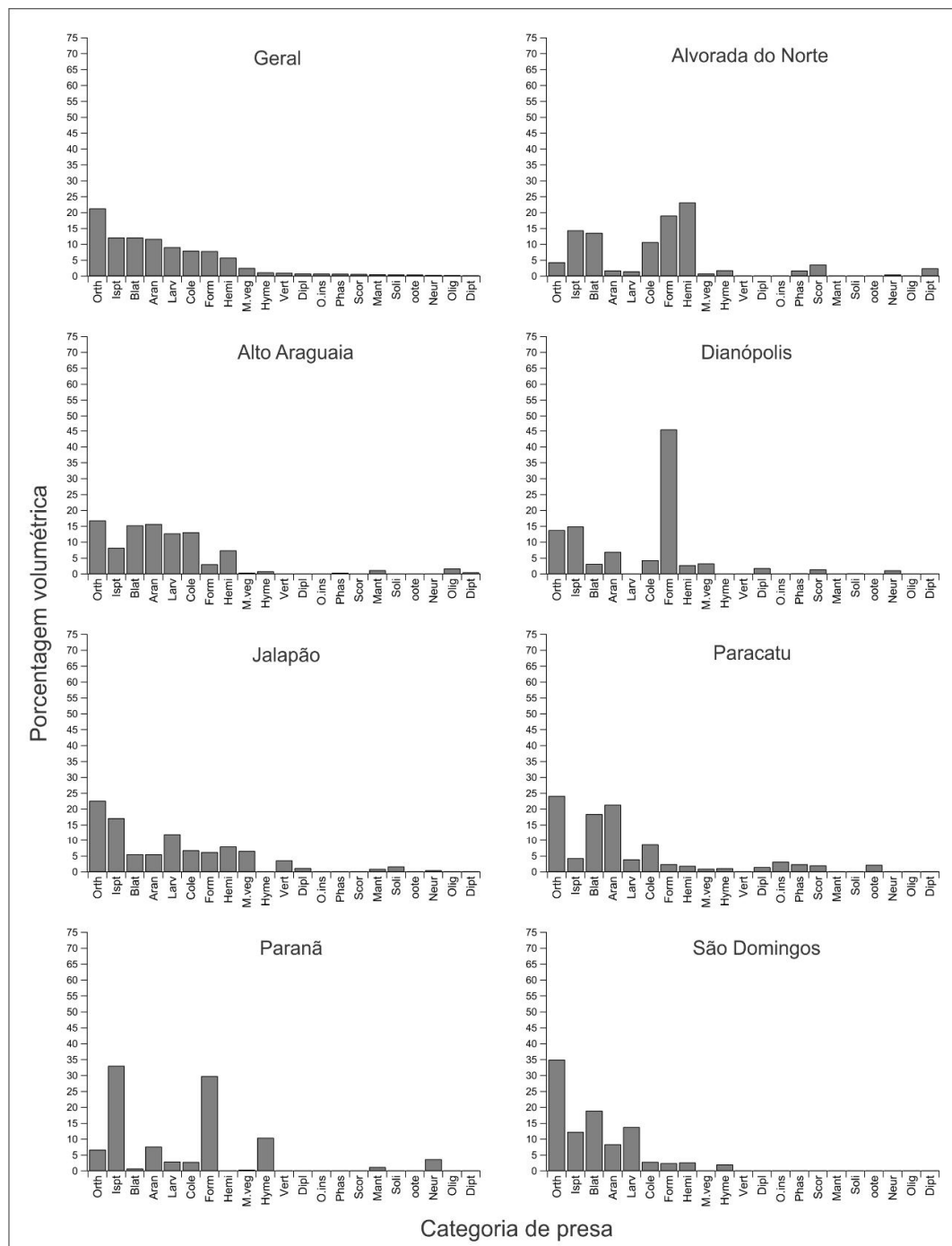
Apêndice 8

Representatividade das categorias de micro-habitat utilizadas com todas taxocenoses da Caatinga agrupadas. Apenas os micro-habitats com mais de 1% de uso são apresentados. Legenda: Roc= rocha; Ser= serapilheira; Árv= árvore/arbusto/herbácea; T.cai= tronco caído; S. ex= solo exposto; A. Br= associado à bromélia; E. Hu= edificação humana; Ent= entulho; Gra= gramínea; S. gra= sob gramínea; Cac= cactácea; Cup= cupinzeiro; For= formigueiro. Áreas amostradas: Esec Aiuaba (CE), Parna Catimbau (PE), Esec Seridó (RN), Esec Raso da Catarina (BA), Parna Serra da Capivara (PI), Santa Quitéria (CE), Sergipe (SE).



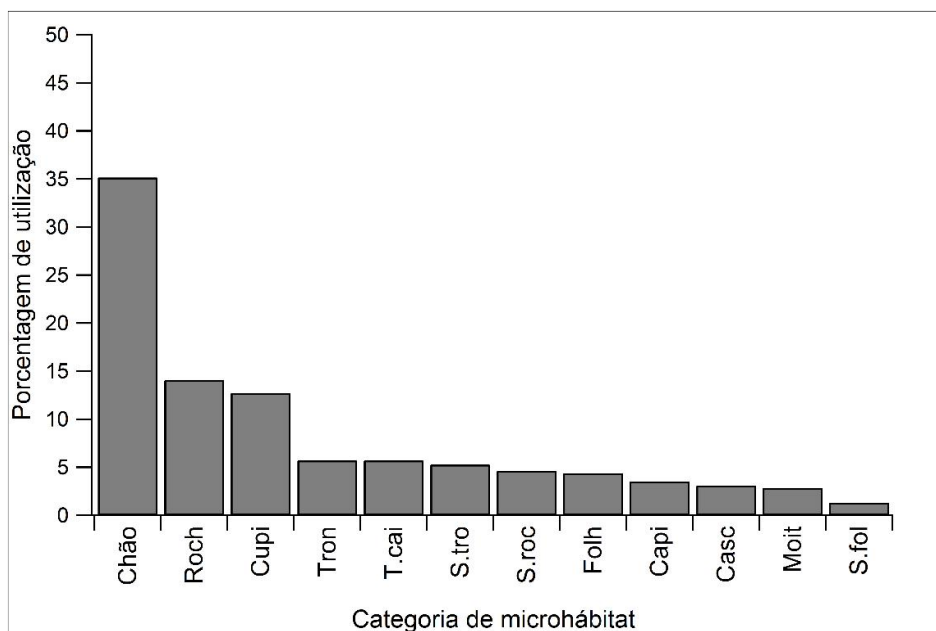
Apêndice 9

Representatividade das categorias de presas utilizadas, em porcentagem volumétrica, para cada taxocenose do Cerrado amostrada e com todas taxocenoses agrupadas. Nestes gráficos estão representadas apenas as categorias que chegaram a um percentual de consumo mínimo de 1% em todas as taxocenoses. Todas as outras categorias com menos de 1% foram retiradas da representação. Legenda: Ispt= Isoptera; L_in= larva de inseto; For= Formicidae; Ara= Araneae; Cole= Coleoptera; Ort= Orthoptera; Chi= Chilopoda; Sco= Scorpionida; M_ve= Material vegetal; Bla= Blattodea; Hym= Hymenoptera; Hem= Hemiptera; Ver= Vertebrata; Man= Mantodea; Ple= Plecoptera; Lep= Lepidoptera; Gas= Gastropoda. Áreas amostradas: Alto Araguaia (MT), Dianópolis (TO), Mateiros (GO), Paracatu (MG), Paranã (TO), São Domingos (GO), Alvorada do Norte (GO).



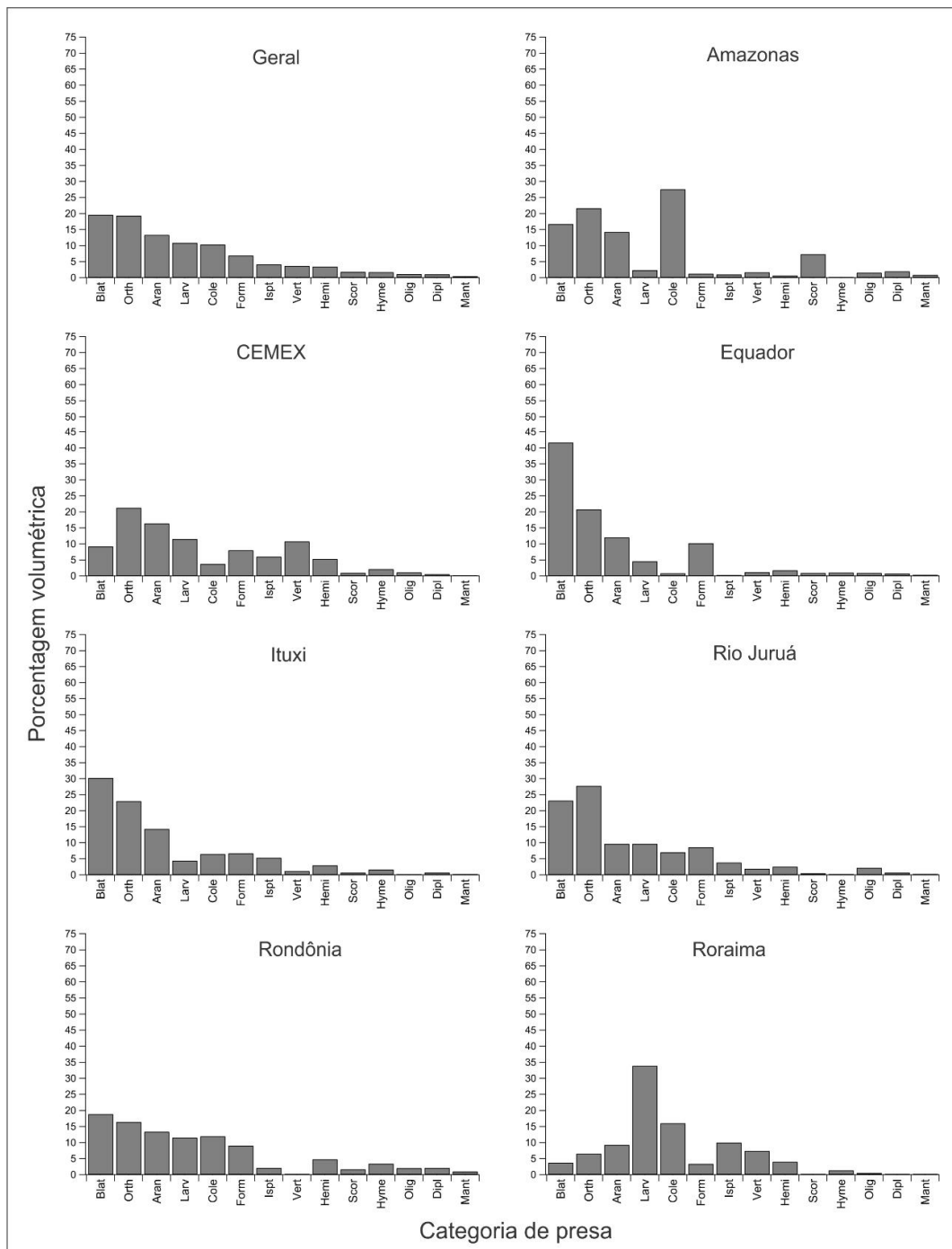
Apêndice 10

Representatividade das categorias de microhabitat utilizadas com todas taxocenoses do Cerrado agrupadas. Apenas os microhabitats com mais de 1% de uso são apresentados. Legenda: Chão; Roch= rocha; Cupi= cupinzeiro; Tron= tronco; T.cai= Tronco caído; S.tro= Sob tronco; Folh= folha; Capi= capim; Casc= casca; Moit= moita; S.fol= sob folha. Áreas amostradas: Mateiros (GO), Paranã (TO), São Domingos (GO) e Alvorada do Norte (GO).



Apêndice 11

Representatividade das categorias de presas utilizadas, em porcentagem volumétrica, para cada taxocenose da amostrada e com todas taxocenoses agrupadas. Nestes gráficos estão representadas apenas as categorias que chegaram a um percentual de consumo mínimo de 1% em todas as taxocenoses. Todas as outras categorias com menos de 1% foram retiradas da representação. Os nomes das categorias encontram-se abreviados: Ispt= Isoptera; L_in= larva de inseto; For= Formicidae; Ara= Araneae; Cole= Coleoptera; Ort= Orthoptera; Chi= Chilopoda; Sco= Scorpionida; M_ve= Material vegetal; Bla= Blattodea; Hym= Hymenoptera; Hem= Hemiptera; Ver= Vertebrata; Man= Mantodea; Ple= Plecoptera; Lep= Lepidoptera; Gas= Gastropoda. Áreas amostradas, Amazônia:



Apêndice 12

Representatividade das categorias de micro-habitat utilizadas com todas taxocenoses da Amazônia agrupadas. Estão no gráfico apenas os micro-habitats com mais de 1% de uso. Os nomes das categorias encontram-se abreviados: Chão; E.hum= edificação humana; Folh= folha; Galho= galho; Lama; Roch= rocha; Ser=serapilheira; Trep= trepadeira; Tron= tronco. Áreas amostradas: Amazonas; Cemex; Equador; Ituxi; Rio Juruá; Rondônia; Roraima.

