



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
E RECURSOS NATURAIS

JOSÉ GUILHERME GONÇALVES DE SOUSA

PROCESSOS DE MONTAGEM E ESTRUTURA DAS COMUNIDADES DE
LAGARTOS DA CAATINGA

FORTALEZA
2020

JOSÉ GUILHERME GONÇALVES DE SOUSA

PROCESSOS DE MONTAGEM E ESTRUTURA DAS COMUNIDADES DE
LAGARTOS DA CAATINGA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientador: Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila.

Coorientador: Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita.

FORTALEZA

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- S697p Sousa, José Guilherme Gonçalves de.
Processos de montagem e estrutura das comunidades de lagartos da Caatinga / José
Guilherme Gonçalves de Sousa. – 2020.
100 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de
Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais , Fortaleza, 2020.
Orientação: Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila.
Coorientação: Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita.
1. Competição. 2. Gradientes de aridez. 3. Montagem das comunidades. 4. Nicho
ecológico. 5. Substituição de espécies. I. Título.

CDD 577

JOSÉ GUILHERME GONÇALVES DE SOUSA

PROCESSOS DE MONTAGEM E ESTRUTURA DAS COMUNIDADES DE
LAGARTOS DA CAATINGA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovado em 30/06/2020.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Robson Waldemar Ávila (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dra. Julia Caram Sfair
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Igor Joventino Roberto
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Carlos Frederico Duarte Rocha
Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ)

Dr. Ronildo Alves Benício
Universidade Regional do Cariri (URCA)

Dr. Daniel Cunha Passos
Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA)

Dra. Renata Perez Maciel
Universidade Regional do Cariri (URCA)

Aos meus pais, por terem me ensinado que a educação é a melhor garantia de um futuro melhor.

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores Robson Ávila e Daniel Mesquita, pela confiança, ensinamentos e apoio durante a execução deste projeto.

Ao Bruno Menezes e Rafael Fraga, pelas contribuições com as análises estatísticas e valiosas sugestões na escrita do primeiro capítulo desta tese.

Ao Leonides Cavalcante, pelo apoio prestado em todas as expedições de campo e auxílio durante a análise dos estômagos dos lagartos.

À Cristiane Ferreira, Herivelto Faustino e Yanne Lima, pela ajuda em algumas expedições de coleta do material biológico.

Ao Samuel Brito e João Filho, pelos comentários na versão final desta tese.

Ao Charles e Thalita, por terem emprestado o gerador quando fui coletar numa área sem energia elétrica.

Ao Andro Dantas, pela amizade e ajuda com burocracias do doutorado que surgiram ao longo destes quatro anos.

Aos meus pais, Adriana Gonçalves e Nélio de Sousa (em memória) por todo o apoio e incentivo prestado desde meu ingresso na graduação e na herpetologia. Obrigado por todos os ensinamentos, especialmente aqueles sobre dar valor ao que é conseguido com suor.

À minha esposa, Loany Sousa, pelo apoio, incentivo e paciência. Sem ela teria sido mais difícil manter a sanidade.

À dona Gláucia, Rodolfo e Amanda, por terem facilitado minha estadia em Fortaleza durante o período de disciplinas.

Ao Laboratório de Herpetologia da Universidade Regional do Cariri, pelo apoio estrutural e técnico.

Ao Instituto do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, pela autorização de coleta no Parque Estadual da Serra dos Montes Altos.

À Universidade Federal do Ceará e aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais. Especialmente, agradeço aos professores Paulo Cascon, Bianca Terra, Francisca Araújo, Júlia Sfair, Waldir Mantovani e Drausio Morais (UFU) pelas valiosas sugestões durante as etapas de qualificação do projeto e da pré-tese.

Aos professores Robson Ávila, Fred Rocha, Júlia Sfair, Ronildo Benício, Igor Roberto, Renata Perez e Daniel Passos, pela disponibilidade para compor a banca e pelas contribuições prestadas durante a defesa desta tese.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

RESUMO

Neste estudo, investigamos os processos determinantes pela formação e estruturação das comunidades de lagartos da Caatinga em ambientes com diferentes níveis de aridez. No primeiro capítulo, quantificamos a estrutura das comunidades utilizando estimativas de diversidade alfa e beta, baseadas em dados taxonômicos, filogenéticos e funcionais de 51 espécies de lagartos, para incorporar múltiplas dimensões da biodiversidade em nossos modelos ecológicos. Em uma escala regional, comparamos as comunidades ao norte e ao sul das margens do rio São Francisco, assumindo que diferenças possam emergir a partir da interrupção da dispersão de pelo menos algumas espécies amostradas. Em escala local, testamos a variação nas comunidades ao longo de gradientes ambientais direta ou indiretamente relacionados à aridez. Em escala regional, as comunidades de lagartos foram estruturadas pelo rio São Francisco, o qual limitou a dispersão de 47% das espécies amostradas. Este resultado sugere que o efeito do rio como barreira estrutura as comunidades de lagartos da Caatinga. Em escala local, as comunidades mostraram dispersão filogenética e funcional, apesar das medidas de diversidade terem respondido de forma distinta aos gradientes ambientais de cada lado do rio São Francisco. Estes resultados sugerem que a diversidade de lagartos do semiárido brasileiro é limitado pela competição, a qual pode ser potencializada pelos efeitos da aridez. No segundo capítulo, utilizamos a teoria do nicho ecológico para avaliar a extensão em que os lagartos de quatro áreas de Caatinga particionam a dieta e o uso dos microhabitats e se tal particionamento possui origem ecológica ou histórica. Detectamos padrões não-aleatórios de sobreposição maiores e menores que o esperado pelo acaso no uso do microhabitat nas comunidades dos municípios de Cuité e Casa Nova, respectivamente. A alta sobreposição de nicho detectada em Cuité sugere competição atual intensa pelos microhabitats disponíveis ou que os microhabitats são abundantes. A presença de várias espécies com severas adaptações aos habitats arenosos das dunas paleoquaternárias do rio São Francisco sugere que a morfologia dos lagartos representa um fator determinante para o particionamento do nicho espacial dos lagartos desta localidade. A sobreposição espacial aleatória em Contendas do Sincorá e Palmas de Monte Alto indica que os microhabitats não são limitantes e que a competição não atua de forma determinante sobre o nicho espacial. Detectamos

particionamento no nicho trófico dos lagartos de Casa Nova, Contendas do Sincorá e Cuité, sugerindo que a competição no passado foi determinante pela montagem dessas comunidades. Os padrões de sobreposição espacial e trófico aleatórios em Palmas de Monte Alto apontam que a competição não representa um fator determinante para determinar a estrutura desta comunidade. Efeitos filogenéticos foram predominantemente os principais determinantes pelo uso dos recursos nas comunidades estudadas.

Palavras-chave: Competição. Filtragem abiótica. Gradiente de aridez. Montagem das comunidades. Nicho ecológico. Região Neotropical. Semiárido brasileiro. Substituição de espécies.

ABSTRACT

In this study, we investigate processes determining lizard community structure and assembly in Caatinga environments with different levels of aridity. In the first chapter, we quantified community structure using alpha and beta diversity estimates of taxonomic, functional and phylogenetic data, to incorporate multiple biodiversity dimensions in our ecological models. We used occurrence data of 51 species to quantify lizard alpha and beta diversities is based on phylogenetic and functional data. At the regional scale, we compared communities between the banks of the São Francisco river (SFr) assuming that differences could emerge from regionally interrupted dispersal in at least some of the sampled species. At the local scale, we tested the variation in communities along environmental gradients either directly (temperature, precipitation, relative humidity, drainage density, height above the nearest drainage - HAND) or indirectly (tree cover) related to aridity. At the regional scale, we found that lizard communities were structured by the SFr acting as a barrier to 47% of the species sampled. This finding suggests a riverine barrier as a historical factor structuring communities. At the local scale, communities showed phylogenetic and functional dispersion, although different diversity measures responded differently to different environmental gradients within each of the SFr banks. These findings suggest that lizard diversity in the Brazilian semiarid is limited by competition, which can be enhanced by aridity. In the second chapter, we used the ecological niche theory to test whether four lizard communities partition the use of resources and if such partitioning has ecological or historical basis. We detected non-random patterns of niche overlap, specifically higher and lower than expected by chance in the use of microhabitat in Cuité and Casa Nova, respectively. The high niche overlap detected in Cuité suggests intense current competition for available microhabitats or that microhabitats are abundant. The presence of several species with severe adaptations to the sandy habitats of the paleoquaternary dunes of the São Francisco river suggests that the morphology of the lizards is determinant for the partitioning of the spatial niche of the lizards in this location. The random spatial overlap in Contendas do Sincorá and Palmas de Monte Alto indicates that microhabitats are not limiting factor and competition does not play an important role on the spatial niche. We detected trophic niche partitioning of the lizards from Casa Nova, Contendas do Sincorá and Cuité,

suggesting that competition in the past was determinant for the assembly of these communities. The random spatial and trophic overlap patterns in Palmas de Monte Alto highlights that competition is not a determining factor for the structure of this community. Phylogenetic effects were predominantly the main determinants for the use of resources in the communities studied.

Keywords: Aridity gradient. Brazilian semiarid. Community assembly. Competition. Ecological niche. Environmental filtering. Neotropical region. Species turnover.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Mapa da área de estudo na Caatinga, região semiárida brasileira	29
Figura 2 –	Ordenação das espécies de lagartos da Caatinga presentes ao norte e ao sul das margens do rio São Francisco	37
Figura 3 –	Distância cofenética entre a filogenia e os traços funcionais das comunidades de lagartos da Caatinga.....	38
Figura 4 –	Relação entre métricas de diversidade e fatores ambientais das comunidades ao norte do rio São Francisco.....	39
Figura 5 –	Relação entre métricas de diversidade e fatores ambientais das comunidades ao sul do rio São Francisco.....	40
Figura 6 –	Correlogramas das autocorrelações espaciais das variáveis resposta (riqueza de espécies, NRI e NFRI) em múltiplas classes de distâncias.....	89
Figura 7 –	Localização das comunidades de lagartos estudadas na Caatinga, região semiárida neotropical.....	57
Figura 8 –	Curvas de rarefação e estimadores de diversidade baseados em abundância (Chao1 e ACE) das quatro comunidades de lagartos estudadas na Caatinga semiárida neotropical.....	62
Figura 9 –	Análise filogenética de componentes principais para o uso dos microhabitats pelos lagartos de quatro comunidades na Caatinga semiárida neotropical.....	64
Figura 10 –	Análise filogenética de componentes principais para a dieta dos lagartos de quatro comunidades na Caatinga semiárida neotropical.....	66

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Composição de quatro comunidades de lagartos em áreas de Caatinga do semiárido Neotropical.....	61
Tabela 2 – Dissimilaridade baseada no índice de Jaccard sobre a ocorrência de espécies de quatro comunidades de lagartos estudadas na região semiárida brasileira	62
Tabela 3 – Uso do microhabitat e largura de nicho espacial das espécies de lagartos de quatro áreas da Caatinga, semiárido brasileiro	90
Tabela 4 – Sobreposição entre os pares de espécies de lagartos nas quatro comunidades analisadas	93
Tabela 5 – Composição alimentar e largura de nicho dos lagartos das quatro comunidades estudadas em áreas de Caatinga.....	97

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	15
2	DIVERSIDADE E ESTRUTURA FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE LAGARTOS AO LONGO DE GRADIENTES DE ARIDEZ EM AMBIENTES DE CAATINGA	22
3	DETERMINANTES DO USO DOS RECURSOS EM COMUNIDADES DE LAGARTOS DA CAATINGA SEMIÁRIDA NEOTROPICAL	52
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	77
	REFERÊNCIAS	78
	APÊNDICE A – AUTOCORRELAÇÕES ESPACIAIS	89
	APÊNDICE B – NICHOS ESPACIAIS	90
	APÊNDICE C – SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS	93
	APÊNDICE D – NICHOS TRÓFICOS	97

1 INTRODUÇÃO GERAL

A busca por compreender como as comunidades são formadas e se mantêm ao longo do tempo representa um dos maiores desafios em Ecologia (Keddy e Weiher, 1999; Weiher et al., 2011; Dornelas et al., 2014). Os primeiros estudos voltados a identificar e compreender os padrões de organização das comunidades remontam aos trabalhos de Clements (1916) e Gleason (1917; 1926). Os trabalhos pioneiros destes naturalistas deram início a uma série de estudos, com o desenvolvimento de teorias e métodos para avaliar a distribuição e a estrutura de comunidades vegetais e animais. Dentre estas teorias, duas são de particular interesse: a de montagem das comunidades biológicas e a de nicho ecológico.

O termo “regras de montagem” (“assembly rules”) foi proposto por Diamond (1975), no estudo em que chegou à conclusão de que existe um conjunto de restrições (regras) que predizem como a competição pode levar a formação de comunidades distintas (de aves) a partir do mesmo conjunto (“pool” regional). No entanto, as regras de montagem propostas por ele foram fortemente criticadas, por serem consideradas triviais, tautológicas ou produzidas pelo acaso (Connor e Simberloff, 1979; Menezes et al., 2016). Apesar de ter progredido lentamente, a teoria de montagem das comunidades se estabeleceu nas últimas duas décadas e tem aumentado seu poder preditivo através da criação de novos índices e modelos (sobretudo modelos nulos; revisão em Kraft *et al.*, 2007; Sobral e Cianciaruso, 2012; Mason *et al.*, 2013; Götzenberger *et al.*, 2016; Molina e Stone, 2020). Existem duas ideias principais relacionadas aos processos de montagem da comunidade (Chase e Myers, 2011): i) teorias determinísticas sugerem que processos baseados em nichos, como filtragem ambiental e interações entre espécies, determinam padrões de diversidade e composição de espécies; e ii) teorias estocásticas enfatizam a importância da colonização casual, extinção aleatória e deriva ecológica.

Os processos de montagem de uma comunidade podem ser inferidos a partir de métricas de diversidade e de estrutura filogenética e funcional (Sobral e Cianciaruso, 2012). Associada com a diversidade taxonômica (composição de espécies), métricas de diversidade filogenética e funcional também possibilitam avaliar os padrões de substituição de espécies (turnover) ao longo de diferentes gradientes ambientais. A diversidade filogenética é uma medida de diversidade que

incorpora a filogenia e a história filogenética das espécies presentes em cada comunidade, levando em consideração o *pool* regional de espécies (Magurran, 2004). A diversidade funcional representa a extensão das diferenças funcionais entre as espécies e é baseada na distinção dos traços morfológicos, fisiológicos e ecológicos de cada espécie (Petchey e Gaston, 2002).

O nicho ecológico é considerado um hiper volume n -dimensional, em que n é o número de características físicas e biológicas que condicionaram a existência de uma espécie em determinada comunidade (Hutchinson, 1957). Cada dimensão dentro deste espaço multidimensional pode representar uma característica ecológica. Desta perspectiva, a diversidade funcional está intimamente relacionada a teoria de nicho e pode ajudar a esclarecer os processos que estabelecem os padrões de diversidade em múltiplas escalas espaciais (Mason *et al.*, 2007; Soberón, 2007). Cada espécie possui um nicho multidimensional e dinâmico, o qual responde individualmente às variações espaço-temporais das condições abióticas, disponibilidade de recursos e intensidade das interações bióticas (Pianka *et al.*, 2017). A dificuldade em avaliar o nicho de uma espécie como um todo levou pesquisadores a avaliar dimensões isoladas do nicho, principalmente das que contribuem diretamente para a manutenção da diversidade. Seja por conservação ou plasticidade filogenética do nicho, animais não-sésseis podem particionar o uso dos recursos, principalmente, nas dimensões temporal, espacial e alimentar do nicho (Pianka, 1973).

A sobreposição de nicho representa o uso de um recurso em comum por duas ou mais espécies (Colwell e Futuyma, 1971). Padrões de sobreposição de nicho foram tradicionalmente considerados como evidência de competição (ou ausência dela; Gotelli e Graves, 1996). Por exemplo, padrões de sobreposição de nicho não-aleatórios e menores que o esperado ao acaso (ou particionamento de nicho) são considerados evidência de competição ocorrida no passado (Schoener, 1974; Connell, 1980). Presumivelmente, a competição ocorrida no passado teria causado divergência em alguma dimensão do nicho de espécies filogeneticamente próximas, reduzindo a sobreposição de nicho entre elas e atuando como um mecanismo estabilizador essencial para a coexistência das espécies (Connell, 1980; Letten *et al.*, 2017; Pianka *et al.*, 2017). Alternativamente, padrões de sobreposição de nicho não-aleatórios e maiores que o esperado pelo acaso podem refletir intensa competição

atual por determinado recurso ou abundância de recursos associada à ausência de competição detectável no presente (Schoener, 1983; Glasser e Price, 1988).

Lagartos apresentam características desejáveis em estudos ecológicos, como baixa dispersão, ampla distribuição no hábitat e fácil detectabilidade alta (Stamps, 1983; Carothers et al., 1996; Pianka e Vitt, 2003). Comunidades de lagartos de ambientes áridos têm sido descritas como mais diversas que comunidades de ambientes mais úmidos e sombreados (Pianka, 1973; Powney *et al.*, 2010; Prudente *et al.*, 2013). Diversos grupos de lagartos são bem adaptados a ambientes áridos, devido aos baixos custos da termorregulação nesses ambientes associados à capacidade de estivar durante períodos extremamente quentes e secos (Schall e Pianka, 1978).

Embora seja esperado que a severidade climática determine as comunidades de lagartos em escalas locais, fatores históricos podem ser preditores mais fortes da composição das comunidades em escalas regionais. O efeito de rios como barreiras geográficas é considerado um dos fatores históricos com maior potencial de afetar a estrutura das comunidades em escala regional (Dias-Terceiro *et al.*, 2015). Barreiras fluviais têm sido grandes preditores da estrutura da comunidade de uma grande variedade de organismos na América do Sul, porque limitam ou bloqueiam a dispersão e o fluxo gênico (Dias-Terceiro *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2017; Aliaga-Samanez *et al.*, 2020). Especificamente no semiárido brasileiro, o rio São Francisco tem se mostrado uma barreira biogeográfica importante para lagartos (Siedschlag *et al.*, 2010; Werneck *et al.*, 2015). Dessa forma, qualquer efeito da heterogeneidade ambiental na estrutura da comunidade de lagartos por meio de filtragem ambiental ou interações bióticas pode ser independente entre as margens do rio São Francisco, com as regiões ao norte e ao sul do rio potencialmente representando unidades biogeográficas distintas.

Nesta tese, utilizamos lagartos para investigar os fatores determinantes pela formação e estruturação das comunidades em duas escalas espaciais. No primeiro capítulo, quantificamos a estrutura das comunidades usando estimativas de diversidade alfa e beta, baseadas em dados taxonômicos, filogenéticos e funcionais, para incorporar múltiplas dimensões em nossos modelos ecológicos. Nós hipotetizamos que i) em escalas espaciais menores (local), fatores estocásticos e determinísticos podem ser processos importantes para estruturar as assembléias de

lagartos, enquanto que ii) em escalas especiais maiores (regional), os processos históricos que restringem a distribuição de espécies podem ser mais eficazes. No segundo capítulo, investigamos as dimensões espacial e trófica do nicho em quatro comunidades de lagartos da semiárida Caatinga Neotropical, testando a hipótese de que os lagartos particionam o uso dos recursos (espaço e alimento) e que a competição representa o principal fator determinante por tal particionamento.

REFERÊNCIAS

- ALIAGA-SAMANEZ, A. et al. Modelling species distributions limited by geographical barriers: A case study with African and American primates. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 3, p. 444-453, 2020.
- CAROTHERS, J. H.; JAKSIC, F. M.; MARQUET, P. A. A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 69, n. 1, p. 301-307, 1996.
- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2351-2363, 2011.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Carnegie Institution of Washington, 1916.
- COLWELL, R. K.; FUTUYMA, D. J. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology**, v. 52, n. 4, p. 567-576, 1971.
- CONNELL, J. H. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, p. 131-138, 1980.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1132-1140, 1979.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. **Ecology and evolution of communities**, v. 342, p. 444, 1975.
- DIAS-TERCEIRO, R. G. et al. A matter of scale: historical and environmental factors structure anuran assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. **Biotropica**, v. 47, n. 2, p. 259-266, 2015.
- DORNELAS, M. et al. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. **Science**, v. 344, n. 6181, p. 296-299, 2014.
- GLASSER, J. W.; PRICE, H. J. Evaluating expectations deduced from explicit hypotheses about mechanisms of competition. **Oikos**, p. 57-70, 1988.
- GLEASON, H. A. The structure and development of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 44, n. 10, p. 463-481, 1917.
- _____. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, p. 7-26, 1926.
- GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. Niche overlap. In: GOTELLI, N. J. e GRAVES, G. R. (Ed.). **Null models in ecology**. USA: Smithsonian Institution Press, 1996.

GÖTZENBERGER, L. et al. Which randomizations detect convergence and divergence in trait-based community assembly? A test of commonly used null models. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 6, p. 1275-1287, 2016.

HUTCHINSON, G. The multivariate niche. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 1957. p.415-421.

KEDDY, P. A.; WEIHER, E. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge University Press, 1999.

KRAFT, N. J. et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **The American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271-283, 2007.

LETTEN, A. D.; KE, P. J.; FUKAMI, T. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. **Ecological Monographs**, v. 87, n. 2, p. 161-177, 2017.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell Science Ltd.: John Wiley & Sons, 2004. 256.

MASON, N. W. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 794-806, 2013.

MASON, N. W. et al. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. **Oecologia**, v. 153, n. 2, p. 441-452, 2007.

MENEZES, B. S.; MARTINS, F. R.; ARAÚJO, F. S. Montagem de comunidades: conceitos, domínio e estrutura teórica. **Oecologia Australis**, v. 60455, p. 970, 2016.

MOLINA, C.; STONE, L. Difficulties in benchmarking ecological null models: an assessment of current methods. **Ecology**, v. 101, n. 3, p. e02945, 2020.

OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, A. J. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2017.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.

PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 4, n. 1, p. 53-74, 1973.

PIANKA, E. R.; VITT, L. J. **Lizards: windows to the evolution of diversity**. Univ of California Press, 2003. 369.

PIANKA, E. R. et al. Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. **The American Naturalist**, v. 190, n. 5, p. 601-616, 2017.

POWNEY, G. et al. Hot, dry and different: Australian lizard richness is unlike that of mammals, amphibians and birds. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 3, p. 386-396, 2010.

PRUDENTE, A. L. C. et al. Checklist of Lizards of the Juruti, state of Pará, Brazil. **Check List**, v. 9, n. 1, p. 42-50, 2013.

SCHALL, J. J.; PIANKA, E. R. Geographical trends in numbers of species. **Science**, v. 201, n. 4357, p. 679-686, 1978.

SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, v. 185, n. 4145, p. 27-39, 1974.

SCHOENER, T. W. Field experiments on interspecific competition. **The american naturalist**, v. 122, n. 2, p. 240-285, 1983.

SIEDCHLAG, A. C. et al. Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 56, n. 2, p. 622-630, 2010.

SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology Letters**, v. 10, n. 12, p. 1115-1123, 2007.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias:(re) montando a Ecologia de Comunidades em diferentes escalas espaciais= Phylogenetic and functional assembly structure:(re) assembling the community ecology on different spatial scales. **Bioscience Journal**, v. 28, n. 4, 2012.

STAMPS, J. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In: B, H. R.;PIANKA, E. R., *et al* (Ed.). **Lizard ecology: Studies of a model organism**. Harvard University Press, Cambridge, 1983. p.169-204.

WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2403-2413, 2011.

WERNECK, F. P. et al. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicoduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, n. 94, p. 1-24, 2015.

2 DIVERSIDADE E ESTRUTURA FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE LAGARTOS AO LONGO DE GRADIENTES DE ARIDEZ EM AMBIENTES DE CAATINGA

RESUMO

Compreender como as espécies respondem aos fatores bióticas e abióticas é um ponto chave para explicar a formação e estruturação das comunidades biológicas. Neste estudo, utilizamos dados de ocorrência de 51 espécies, distribuídas em 63 áreas de vegetação de Caatinga, para quantificar as comunidades de lagartos por meio de estimativas de diversidade, alfa e beta, baseadas em dados filogenéticos e funcionais. Em escala regional, comparamos as comunidades entre as margens do rio São Francisco assumindo que diferenças podem emergir pela interrupção da dispersão de pelo menos algumas das espécies amostradas. Em escala local, testamos a variação nas comunidades ao longo de gradientes ambientais que estão diretamente (temperatura, precipitação, umidade relativa, densidade de drenagem e distância vertical para a drenagem mais próxima) ou indiretamente (cobertura arbórea) relacionados à aridez. Em escala regional, as comunidades de lagartos foram estruturadas pelo rio São Francisco, o qual limitou a dispersão de 47% das espécies amostradas. Este resultado sugere que o efeito do rio como barreira representa um importante fator histórico estruturador das comunidades de lagartos da Caatinga à nível regional. Em escala local, as comunidades mostraram dispersão filogenética e funcional. Apesar das medidas de diversidade terem respondido de forma distinta aos gradientes ambientais de cada lado do rio São Francisco, nossos resultados sugerem que, nesta escala, a competição representaria o principal fator determinante pela formação e estruturação das comunidades e que a competição pode ser potencializada pelos efeitos da aridez.

Palavras-chave: Competição. Filtragem abiótica. Gradiente de aridez. Regras de montagem. Substituição de espécies.

ABSTRACT

Understanding species response to biotic and abiotic factors is relevant to explain the assembly and structure of biological communities. Spatially heterogeneous communities may reveal levels of biotic complementarity or redundancy among sites, which is largely relevant to ecology and conservation. Here, we used lizard data from the Caatinga in the Brazilian semiarid to investigate community structure at two spatial scales. We used occurrence data of 51 species to quantify lizard communities based on alpha and beta diversity estimates based on phylogenetic and functional data. At the regional scale, we compared communities between the banks of the São Francisco river (SFr), presuming that differences could emerge from regionally interrupted dispersal in at least some of the sampled species. At the local scale, we tested the variation in communities along environmental gradients either directly (temperature, precipitation, relative humidity, drainage density, height above the nearest drainage - HAND) or indirectly (tree cover) related to aridity. At the regional scale, we found that lizard communities were structured by the SFr acting as a barrier to 47% of the species sampled. This finding suggests a riverine barrier as a historical factor structuring communities. At the local scale, communities showed phylogenetic and functional overdispersion, although different diversity measures responded differently to different environmental gradients within each of the SFr banks. Although different alpha diversity measures responded differently to different environmental gradients within each of the SFr banks, all results lead us to conclude that competition represent the major driver of lizard community structure and assembly, and that competition can be enhanced by aridity. We show that lizard diversity depends on multiple factors acting on multiple spatial scales.

Keywords: Abiotic filtering. Aridity gradient. Assembly rules. Competition. Phylobetadiversity. Species turnover

INTRODUÇÃO

Um desafio chave em ecologia é compreender a montagem e estrutura das comunidades em termos de substituição de espécies e os traços funcionais em

escalas espaciais e temporais (Weiher *et al.*, 2011; Dornelas *et al.*, 2014). A montagem das comunidades refere-se a qualquer processo imposto sobre o *pool* regional de espécies e que atue para determinar a estrutura da comunidade no espaço e tempo (Weiher *et al.*, 2011; Götzenberger *et al.*, 2012). Existem duas idéias principais relacionadas aos processos de montagem da comunidade (Chase e Myers, 2011): i) teorias determinísticas sugerem que processos baseados em nichos, como filtragem ambiental e interações entre espécies, determinam padrões de diversidade e composição de espécies; e ii) teorias estocásticas enfatizam a importância da colonização casual, extinção aleatória e deriva ecológica.

Por limitarem a distribuição das espécies à alguma porção de determinado gradiente ecológico, interações bióticas (principalmente a competição) e filtros ambientais são quase sempre os principais processos determinantes pela estrutura das comunidades (Mayfield e Levine, 2010; Moura *et al.*, 2017; de Fraga *et al.*, 2018). Como consequência desses processos sobre a distribuição das espécies, três padrões distintos de estrutura da comunidade podem ser encontrados: agrupado, disperso ou aleatório (Webb *et al.*, 2002). Enquanto a filtragem abiótica apenas conduz ao agrupamento, a competição pode conduzir a estrutura da comunidade a qualquer um destes três padrões (Mayfield e Levine, 2010). Testar o sinal filogenético em traços ecológicos é um fator-chave para a correta inferência de como a competição influencia a estrutura da comunidade (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Mayfield e Levine, 2010). Por exemplo, se o sinal filogenético está presente (espécies filogeneticamente mais próximas são ecologicamente mais similares) e a exclusão competitiva supera a influência coletiva de filtros ambientais, então a competição poderá gerar padrões de superdispersão filogenética e funcional através da exclusão de espécies funcionalmente similares (Webb *et al.*, 2002; Blomberg *et al.*, 2003; Cavender-Bares *et al.*, 2009).

Algumas medidas de diversidade filogenética e funcional têm sido amplamente utilizadas para inferir os processos de distribuição das espécies e de montagem das comunidades em diferentes escalas espaciais (e. g. Kraft *et al.*, 2007; Mayfield e Levine, 2010; HilleRisLambers *et al.*, 2012; Götzenberger *et al.*, 2016; Sobral e Cianciaruso, 2016). As últimas duas décadas têm visto a teoria de montagem das comunidades (“assembly rules”) se tornar um tema central, principalmente devido a criação e aperfeiçoamento de índices de diversidade e modelos (sobretudo modelos

nulos), os quais têm sido mais eficientes em refletir os padrões de montagem das comunidades (Kraft *et al.*, 2007; Mason *et al.*, 2013; Jombart e Collins, 2015).

Apesar das dez grandes armadilhas desta área de estudo (Münkemüller *et al.*, 2020), o aumento no número de pesquisas sobre diversidade funcional e filogenética tem levado a uma melhor compreensão sobre como fatores ecológicos e históricos conduzem os processos responsáveis pela formação e manutenção das comunidades (Ulrich, 2004; Weiher *et al.*, 2011; Götzenberger *et al.*, 2016). Embora comunidades possam representar subconjuntos de espécies em macro escalas espaço-temporais, os níveis de limitação fisiológica e dispersão associados a interações bióticas mediadas pela heterogeneidade ambiental podem determinar a composição taxonômica, filogenética e funcional da comunidade em pequenas escalas (Hayes e Sewlal, 2004; Meynard *et al.*, 2011; Stark *et al.*, 2017). Por exemplo, podemos esperar que habitats com condições ambientais extremas, como alta aridez, sejam mediados por forte filtragem ambiental, gerando comunidades de répteis Squamata dominadas por espécies altamente resistentes à dessecação e termorreguladoras eficientes (Huey *et al.*, 2009; Wiens *et al.*, 2013). Contudo, os efeitos da aridez sobre a composição das comunidades podem ser complexos pois variam entre grupos taxonômicos e localizações geográficas (Buckley *et al.*, 2012; Wiens *et al.*, 2013). Além disso, os padrões encontrados podem ser resultantes da atuação simultânea de dois ou mais processos, ou de diferentes processos levando ao mesmo padrão (Mayfield e Levine, 2010).

Lagartos são bons modelos para estudos focados no efeitos climáticos sobre a estrutura das comunidades, porque são organismos de baixa dispersão, sensíveis à variações climáticas, facilmente detectáveis e ocupam grande variedade de microhabitats (Carothers *et al.*, 1996; Mesquita *et al.*, 2016). Comunidades de lagartos de ambientes áridos têm sido descritas como taxonomicamente mais ricas que comunidades de ambientes mais úmidos e sombreados (Pianka, 1973; Powney *et al.*, 2010; Prudente *et al.*, 2013). Alguns grupos de lagartos podem se beneficiar em ambientes áridos devido aos baixos custos da termorregulação nesses ambientes associados com a capacidade destes organismos estivarem durante períodos extremamente quentes e secos (Schall e Pianka, 1978). Ao contrário, comunidades de lagartos de áreas de Caatinga (savana estépica) da região semiárida brasileira geralmente apresentam baixo número de espécies (e. g. Rodrigues, 2003; Garda *et*

al., 2013; Cavalcanti *et al.*, 2014; Caldas *et al.*, 2016; Passos *et al.*, 2016; Gonçalves-Sousa *et al.*, 2019), com poucas comunidades apresentando mais de 20 espécies (Rodrigues, 1996; Arzabe *et al.*, 2005; Pedrosa *et al.*, 2014).

Enquanto a aridez pode conduzir a estrutura de comunidades de lagartos em escalas locais, fatores históricos podem ser melhores preditores em escalas regionais. Por exemplo, rios como barreiras geográficas têm sido fortes preditores da estrutura da comunidade para uma grande variedade de organismos na América do Sul, porque limitam ou bloqueiam a dispersão e o fluxo gênico (Dias-Terceiro *et al.*, 2015; Oliveira *et al.*, 2017; Aliaga-Samanez *et al.*, 2020). Especificamente no semiárido brasileiro, o rio São Francisco (rSF) tem se mostrado uma importante barreira biogeográfica para lagartos (Recoder e Rodrigues, 2020) e roedores (Nascimento *et al.*, 2011). Embora o rSF delimite duas áreas de tamanhos similares, as regiões ao norte e ao sul deste rio são ambientalmente distintas. A região ao norte recebe influência da massa de ar Equatorial Atlântica e apresenta chuvas altamente concentradas, resultando em deficiência hídrica na maior parte do ano. Essas condições associadas com a deterioração ambiental causada por pressões antrópicas têm formado núcleos extensos de desertificação (Vieira *et al.*, 2015). A região ao sul recebe influência da massa de ar Tropical Atlântica e os níveis de umidade desta região permitem maior duração de corpos d'água temporários e maior diversidade florística que na região norte (Velloso *et al.*, 2002; de Queiroz *et al.*, 2017). Dessa forma, qualquer efeito da heterogeneidade ambiental na estrutura das comunidades de lagartos por meio de filtragem ambiental ou interações bióticas pode ser independente entre as margens do rio São Francisco, com as regiões ao norte e ao sul potencialmente representando unidades biogeográficas distintas.

Neste estudo, utilizamos dados de ocorrência de lagartos, em diferentes áreas de vegetação de Caatinga, para investigar os padrões e processos determinantes pela formação e estruturação das comunidades em duas escalas espaciais. Nós quantificamos a estrutura das comunidades por meio de estimativas de diversidade alfa e beta, baseadas em dados taxonômicos, filogenéticos e funcionais, para incorporar múltiplas dimensões da biodiversidade em nossos modelos ecológicos. Em escala regional, testamos a hipótese de que existe alta diversidade beta e alta complementaridade de espécies entre as margens do rio São Francisco. Esta hipótese é amplamente suportada pelo fato de que o rSF pode atuar

como barreira para a dispersão e fluxo gênico, além de delimitar duas regiões climáticas distintas. Nós esperamos que o rSF exerça influência histórica sobre os lagartos, resultando em alta diversidade beta entre as comunidades das margens ao norte e ao sul, o que pode ser prontamente demonstrado por diferentes subconjuntos de espécies, traços funcionais e histórias filogenéticas. Em escala local, testamos os efeitos de gradientes ambientais que são direta (temperatura, precipitação, umidade relativa, densidade de drenagem e distância vertical para a drenagem mais próxima) ou indiretamente (cobertura arbórea) relacionados à aridez sobre as medidas de diversidade. As regiões norte e sul mostram diferentes níveis de estresse hídrico e termal, o que pode resultar em diferentes níveis de filtragem ambiental e competição. Dessa forma, esperamos que a alta aridez cause dispersão funcional e filogenética nas comunidades devido à similaridade limitante.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A região semiárida brasileira possui aproximadamente 1.128.697 km² de extensão, o que corresponde a 13.3% do território brasileiro (SUDENE, 2018). Esta região é coberta principalmente por vegetação típica de Caatinga, uma savana estépica composta por plantas decíduas e espinhosas e é marcada pela irregularidade e imprevisibilidade das chuvas, as quais ocorrem numa curta estação, com média de precipitação anual de 773 mm (de Andrade *et al.*, 2017). O déficit hídrico anual associado com a abundância de energia solar e baixa umidade relativa contribuem para as altas taxas de evaporação dos corpos d'água e superfícies úmidas da Caatinga (de Andrade *et al.*, 2017)

Ambientes áridos e semiáridos são extremamente vulneráveis à antropização devido à variabilidade climática e ao déficit hídrico (IGBP, 2006). Além disso, cerca de 64% da cobertura original da Caatinga já foi alterado por atividades antrópicas, o que tem causado extinção de espécies endêmicas, as quais frequentemente cumprem papel chave nas dinâmicas ecológicas ecossistêmicas. (da Silva e Barbosa, 2017).

Coleta dos dados

Utilizamos dados primários e secundários (disponíveis na literatura, como artigos, livros, notas de distribuição geográfica, dissertações e teses) para obter dados de presença e ausência de lagartos em áreas de Caatinga no semiárido brasileiro. Espécies com identificações ambíguas (cf., aff., gr.) ou não identificadas no nível de espécie foram removidas da matriz de ocorrência.

No total, compilamos dados de presença e ausência de 72 localidades. No entanto, para evitar pseudorreplicação espacial, utilizamos as coordenadas geográficas centroides para agrupar algumas localidades com base em três critérios: proximidade geográfica ≤ 20 km em linha reta, variação altitudinal ≤ 50 m e ausência de barreira conspícua para dispersão, como rios ou montanhas. Nossa amostragem final compreendeu dados binários de presença e ausência de 51 espécies provenientes de 63 localidades (Figura 1). Destas, 50 localidades estão localizadas ao norte do rSF e 13 ao sul. O número de localidades ao sul é significativamente mais baixo que o do norte devido à presença de grandes enclaves e áreas de ecótonos na região ao sul, os quais não foram utilizados por não apresentarem vegetação de Caatinga.

Para garantir que nossa seleção das localidades foi efetiva em evitar pseudorreplicação espacial, testamos a autocorrelação espacial nas variáveis respostas (riqueza de espécies, NRI e NFRI, veja detalhes abaixo) por meio do índice I de Moran (1950). Os valores deste índice variam de -1 a 1, onde valores positivos indicam agrupamento espacial de valores similares e valores negativos indicam agrupamento de valores discrepantes (Legendre e Fortin, 1989). Distribuimos as localidades em 16 classes de distância com amplitude de 77 km cada. Testamos a significância da autocorrelação espacial em cada classe usando 999 aleatorizações e corrigimos o p-valor através da correção de Bonferroni ($p\text{-valor} = \alpha / \text{números de classes}$; detalhes em Legendre e Fortin, 1989). Desta maneira, consideramos autocorrelação espacial significativa quando $p \leq 0.003$. Nenhum dos correlogramas mostrou autocorrelação espacial nas variáveis respostas analisadas, indicando que elas são espacialmente independentes (APÊNDICE A, Figura 6).

Para testar a resposta da diversidade taxonômica, filogenética e funcional dos lagartos da Caatinga em diferentes gradientes, utilizamos o pacote raster

(Hijmans *et al.*, 2015) para extrair, em cada uma das 63 localidades, as seguintes variáveis ambientais: médias anuais de temperatura e de precipitação, obtidas a partir do banco de dados do Worldclim (Fick e Hijmans, 2017); média anual da umidade relativa do ar, obtida no Atlas of the Biosphere (com permissão de "Center for Sustainability and the Global Environment, Nelson Institute for Environmental Studies, University of Wisconsin-Madison"); densidade de drenagem, distância vertical à drenagem mais próxima (HAND) e porcentagem de cobertura arbórea, obtidas do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – INPE (<http://www.dpi.inpe.br/Ambdata/index.php>). Também medimos a distância em linha reta de cada localidade para o rio São Francisco e para o rio ou riacho mais próximo.

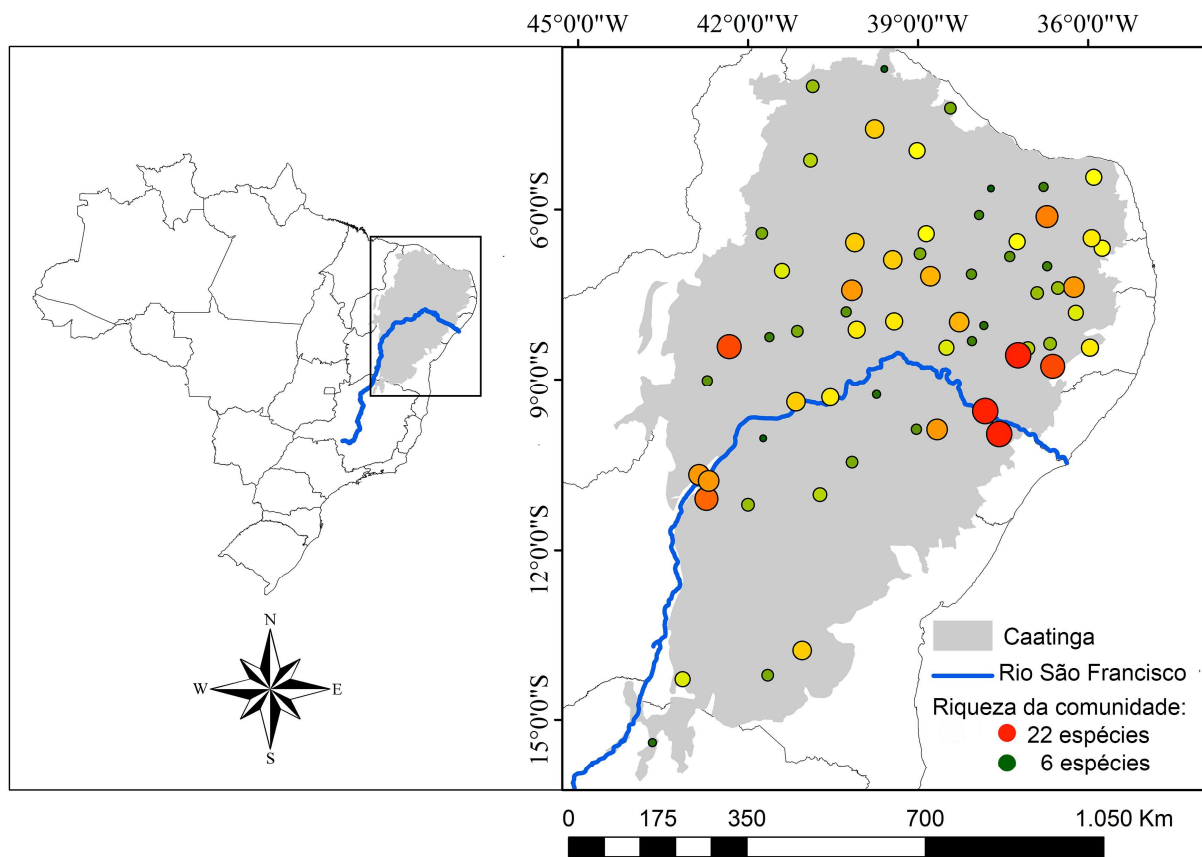


Figura 1 – Mapa da área de estudo na Caatinga, região semiárida brasileira. Círculos representam a localização das comunidades de lagartos e o tamanho dos círculos é proporcional à riqueza de espécies.

Diversidade alfa

Para estimar a diversidade filogenética utilizamos a hipótese filogenética mais recente e completa para os Squamata (Tonini *et al.*, 2016). Essa mega árvore

contém 9754 espécies, onde as relações evolutivas foram estimadas por uma avaliação integrativa estratigráfica e molecular de tempos de divergência desse grupo. Utilizamos o pacote APE (Paradis *et al.*, 2004) para podar a mega árvore, mantendo apenas as espécies amostradas neste estudo. Considerando que nossos dados são binários (presença e ausência), definimos a riqueza pelo número absoluto de espécies por localidade. Então, calculamos a distância filogenética média entre pares de espécies (MPD) de cada localidade (Webb, 2000). O MPD é a distância média entre todos os pares de espécies possíveis, o que resulta em valores absolutos de diversidade filogenética por unidade amostral (Webb, 2000).

Para calcular a diversidade funcional, utilizamos oito traços funcionais: comprimento rostro-cloacal máximo, dimorfismo sexual, forrageio (ativo, senta-e-espera ou intermediário), hábito (arborícola, semi-arborícola, fossorial e terrestre), microhabitat preferencial (árvore, bromélia, folhizo, generalista, psamófilo, saxícola e serapilheira), modo reprodutivo (ovíparo ou vivíparo), período de atividade (diurno ou noturno) e tamanho máximo da ninhada. Esses dados foram obtidos com base na literatura e complementados com dados próprios. O comprimento rostro-cloacal máximo e tamanho máximo da ninhada foram transformados em log e os outros traços foram representados como dados binários (presença/ausência). Escolhemos estes traços porque eles afetam indiretamente a eficiência biológica dos lagartos em relação ao ecossistema, podendo influenciar os padrões de crescimento, reprodução e sobrevivência, e todos estão notoriamente relacionados com os traços das histórias de vida dos lagartos (Shine, 2005; Mesquita *et al.*, 2016). Transformamos a matriz de traços em uma matriz de distância funcional através da distância pareada de Gower, por este índice compilar dados contínuos, discretos e binários de forma eficiente numa única matriz (Podani e Schmera, 2006). A distância pareada de Gower representa a distância média entre todas as espécies projetadas no espaço funcional de uma comunidade, de acordo com a característica de cada espécie (Podani e Schmera, 2006). Em seguida, calculamos a diversidade funcional pelo índice de distância funcional média entre os pares de espécies (MFD), o qual representa o equivalente funcional do MPD (Webb, 2000). O MFD representa a distância funcional média entre todas as espécies de uma comunidade. Utilizamos o pacote picante (Kembel *et al.*, 2010) para estimar o MPD e MFD.

Como a atribuição de filtros ambientais ou interações bióticas para explicar os padrões de estrutura encontrados depende da presença ou ausência do sinal filogenético, calculamos o contraste filogenético independente para os traços quantitativos usando o pacote *picante* (Kembel *et al.*, 2010) e o número mínimo de transições de caracteres de Maddison e Slatkin (Maddison and Slatkin, 1999) para os traços categóricos no pacote *Slatkin.Maddison* (<https://github.com/prmac/slatkin.maddison>). Calculamos esses índices individualmente para cada traço e comparamos os valores obtidos com valores simulados, através de modelos nulos (1000 simulações), assumindo como hipótese nula a distribuição aleatória dos traços ao longo da filogenia.

Utilizamos o índice de parentesco líquido (NRI; Webb *et al.*, 2002) para testar a estrutura filogenética e funcional das comunidades de lagartos da Caatinga. O NRI é o inverso do efeito padronizado do MPD, entre todos os pares da comunidade, e é calculado através da fórmula: $NRI = -1 (MPD_{observado} - MPD_{simulado}) / (desvio\ padrão\ do\ MPD_{simulado})$. Para testar o padrão de estrutura funcional nas comunidades de lagartos, utilizamos o índice de parentesco funcional líquido (NFRI), que, por sua vez, é o equivalente funcional do NRI. O NFRI é calculado como o inverso do efeito padronizado de MFD, da mesma forma como o NRI é calculado a partir do MPD.

Testamos a normalidade e o coeficiente de assimetria das distribuições nulas geradas a partir de 999 aleatorizações para checarmos se usamos o NRI e NFRI corretamente. Como estas métricas são geradas com média e desvio padrão, seus cálculos podem ser sub ou superestimados quando a distribuição nula for assimétrica. Então, quando os pressupostos de normalidade e assimetria não foram atendidos, fizemos as correções seguindo Botta-Dukát (2018).

Quando o sinal filogenético está presente, valores positivos de NRI ou NFRI indicam agrupamento, enquanto valores negativos indicam dispersão; e NRI zero indica estrutura aleatória (Webb *et al.*, 2002). Para testar se os valores de NRI e NFRI apresentam desvios significantes de uma expectativa nula (média = 0, estrutura aleatória), utilizamos testes-t de uma amostra para cada uma destas métricas em cada margem do rSF.

Diversidade beta em escalas regional e local

Para testar os efeitos do rio São Francisco (rSF) como barreira biogeográfica em escala regional, utilizamos uma análise discriminante de componentes principais (DAPC), aplicada sobre uma matriz de dissimilaridades pareadas de Jaccard. Utilizamos o índice de Jaccard por ser apropriado para dados binários e escolhemos a DAPC por ser uma análise de ordenação multivariada que maximiza diferenças entre os grupos (margens do rio) enquanto minimiza diferenças dentro de cada grupo (Jombart e Collins, 2015). Executamos a DAPC no pacote *ade4* (Jombart, 2008), com número de eixos de componentes principais retidos (45) definido por *a-scores*. Essa abordagem otimiza as probabilidades de as localidades serem alocadas em um mesmo grupo (margem do rio) ao longo de sucessivas permutações aleatórias, o que evita a retenção excessiva de eixos de componentes principais e consequente formação de falsos agrupamentos (Jombart *et al.*, 2010). Definimos grupos *a priori* de acordo com a margem do rio e checamos a qualidade dos agrupamentos *a posteriori* através de médias de probabilidade de cada localidade ter sido corretamente alocada a um dos grupos definidos (norte e sul). Para testar diferenças na estrutura qualitativa das comunidades entre os lados do rSF, executamos uma análise de variância (ANOVA), com os escores gerados pela DAPC como variável resposta e as margens do rio como variável preditora de dois níveis (norte e sul).

Para quantificar a variação na riqueza de espécies ao longo da área de estudo, utilizamos modelos Bayesianos ponderados (BMA) para testar se a riqueza e estrutura filogenética e funcional (NRI e NFRI, respectivamente) das comunidades ao norte e sul do rSF podem ser preditas pela cobertura arbórea, densidade de drenagem, HAND, precipitação, temperatura, umidade e distância para o rio São Francisco ou rio riacho mais próximo. Utilizando o BMA, verificamos a importância relativa de cada variável preditora sobre o modelo total (Raftery *et al.*, 1997). Em seguida, escolhemos o melhor modelo por meio da combinação das duas variáveis que apresentaram as maiores probabilidades de distribuição posterior (PDP), e fizemos análises de correlação bayesiana de Pearson (BPC) para estimar a probabilidade de correlação das duas variáveis com maiores valores de PDP com riqueza, NRI e NFRI. Os BMA foram executados no pacote *BMS* (Zeugner e

Feldkircher, 2015) e a BPC no pacote BayesianFirstAid (https://github.com/rasmusab/bayesian_first_aid). O uso da correlação bayesiana de Pearson possui vantagem sobre a correlação frequentista de Pearson por utilizar uma distribuição t-bivariada que reduz a influência de valores extremos (outliers).

Para quantificar os níveis de substituição (turnover) taxonômicos, executamos análises de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) com a riqueza de espécies de cada comunidade separadamente para cada margem do rio no pacote vegan (Oksanen *et al.*, 2018). Usamos NMDS porque esse método retornou relativamente pouca perda de informações pela redução das dimensionalidades (estresse global = 0,25 – 0,32). Configuramos a NMDS com o índice de dissimilaridade de Jaccard, uma dimensão ($k = 1$) e no máximo 1000 tentativas de reposicionamento de localidades para reduzir o estresse.

Para o turnover filogenético, utilizamos a função “phylosor” do pacote picante (Kembel *et al.*, 2010) para calcular as distâncias filogenéticas entre localidades pareadas. Reduzimos as dimensionalidades da matriz de dissimilaridades usando análise de coordenadas principais (PCoA). Esse método foi apropriado para essa etapa do estudo, porque PCoA tem a vantagem de ser aplicada diretamente sobre a matriz de dissimilaridades, e, portanto, não depende do índice utilizado para estimar dissimilaridades pareadas.

Para quantificar o turnover funcional, calculamos a dispersão funcional (FDis) entre localidades pareadas, usando o pacote FD (Laliberté *et al.*, 2014). Para dados binários, o FDis representa a distância funcional média de todas as espécies para o centróide do espaço funcional multivariado (Laliberté e Legendre, 2010).

Testamos os efeitos dos gradientes ambientais sobre o turnover taxonômico (NMDS), filogenético (PCoA) e funcional (FDis) por meio de BMA e BPC. Adicionalmente, para avaliar se espécies filogeneticamente mais próximas são ecologicamente mais similares, executamos uma BPC com a distância cofenética das árvores funcionais e filogenéticas entre as localidades.

RESULTADOS

Composição e riqueza de espécies

Nós encontramos, em média, 13 espécies de lagartos por localidade (de 6 a 22 spp.). As famílias mais ricas foram Gymnophthalmidae (17 spp.), Tropiduridae (11 spp.) e Teiidae (6 spp.). Destas, os tropidurídeos *Tropidurus hispidus* (96,8%) e *Tropidurus semitaeniatus* (82,5%), os teídeos *Ameivula ocellifera* (95,2%) e *Ameiva ameiva* (77,8%), e os phyllodactylídeos *Phyllopezus pollicaris* (85,7%) e *Gymnodactylus geckoides* (80,9%) foram as mais frequentes nas 63 localidades amostradas.

Diversidade beta em escala regional e local

A DAPC retornou dois agrupamentos distintos, os quais foram compostos pelas comunidades de lagartos ao norte e ao sul do rSF. Este resultado sugere altos níveis de diversidade beta entre as margens deste rio, o que foi apoiado por 100% de probabilidade de que todas as amostras foram corretamente alocadas em uma das margens do rSF e que são significativamente diferentes (ANOVA: $F_{1,61} = 102,6$; $p < 0,0001$). Esses resultados sugerem que o rSF atua como barreira regional para a dispersão de algumas espécies, o que é sustentado pelo fato de que 33,3% ($n = 17$) das espécies estiveram restritas à margem norte e 13,7% ($n = 7$) das espécies estiveram restritas à margem sul (Figura 2).

Um eixo de NMDS, resumindo a composição de espécies ao norte do rSF, capturou 63,4% da variação de dissimilaridades originais (Stress = 0,32). Nesta região, encontramos turnover taxonômico ao longo de um gradiente de temperatura (BPC = -0,28) e de distância em relação ao rSF (BPC = -0,31); turnover filogenético ao longo do gradiente de cobertura arbórea (BPC = 0,12); e turnover funcional ao longo do gradiente de temperatura (BPC = -0,14).

Para as comunidades ao sul do rSF, a NMDS capturou 74,9% da variação nas dissimilaridades originais (Stress = 0,25). Encontramos turnover taxonômico ao longo dos gradientes de densidade de drenagem (BPC = 0,18) e distância para o rio mais próximo (BPC = -0,25); turnover filogenético ao longo do gradiente de

precipitação (BPC = 0,17); e turnover funcional ao longo do gradiente de temperatura anual (BPC = 0,43) e de densidade de drenagem (BPC = 0,39).

Apesar das árvores significativamente correlacionadas, diferentes medidas de diversidade beta foram afetadas por diferentes gradientes ambientais. As árvores filogenética e funcional das comunidades ao norte do rSF estiveram negativamente correlacionadas (Figura 3), sugerindo que lagartos filogeneticamente mais próximos são funcionalmente mais distintos. Por outro lado, as árvores filogenética e funcional das comunidades ao sul do rSF estiveram positivamente correlacionadas (Figura 3), o que sugere que, ao contrário da margem norte, as espécies filogeneticamente mais próximas tendem a ser funcionalmente mais similares.

Diversidade alfa

Com exceção do dimorfismo sexual, houve presença de sinal filogenético em todos os traços funcionais analisados. Esse resultado sugere que a maioria dos traços utilizados neste estudo apresentam baixa variação na história evolutiva das espécies amostradas.

Na margem norte do rSF, a riqueza de espécies foi negativamente afetada temperatura (BPC= -0,25) e pela distância em relação ao rSF (BPC= -0,24), sugerindo que comunidades mais pobres são encontradas localidades mais áridas (Figura 4). Nesta margem do rio, encontramos NRI negativo em 94% (N = 47 de 50) das localidades amostradas, com as comunidades apresentando predominância de estrutura filogenética superdispersa ($t = -9,59$; $p < 0,001$), o que é explicado principalmente pela densidade de drenagem (BPC = 0,34) e pela cobertura arbórea (BPC= 0,15). Encontramos valores negativos de NFRI em 39 (78%) comunidades, com estrutura funcional também sendo predominantemente superdispersa ($t = -5,01$; $p < 0,001$), a qual foi mais fortemente predita pela cobertura arbórea (BPC= 0,24) e pela HAND (BPC= 0,21) (Figura 4).

Na margem sul do rSF, a riqueza de espécies foi positivamente influenciada pela umidade (BPC = 0,35) e pela temperatura (BPC = 0,24), sugerindo que baixo estresse hídrico e termal favorece comunidades mais diversas (Figura 5). Encontramos valores negativos de NRI em 92% (N = 11 de 12) das localidades amostradas, existindo predominância de superdispersão filogenética ($t = -3,704$; $p =$

0,003). A estrutura filogenética das comunidades ao sul do rSF foi afetada pela umidade (BPC = -0,70) e pela densidade de drenagem (BPC = 0,34). Encontramos valores negativos de NFRI em nove localidades (69%), com predominância de dispersão funcional ($t = -3,54$; $p = 0,004$). O NFRI da margem ao sul foi mais fortemente predito pela distância para o rio mais próximo (BPC= 0,68) e pela umidade (BPC = -0,16) (Figura 5).



Figura 2 – Ordenação das espécies de lagartos da Caatinga presentes ao norte e ao sul das margens do rio São Francisco.

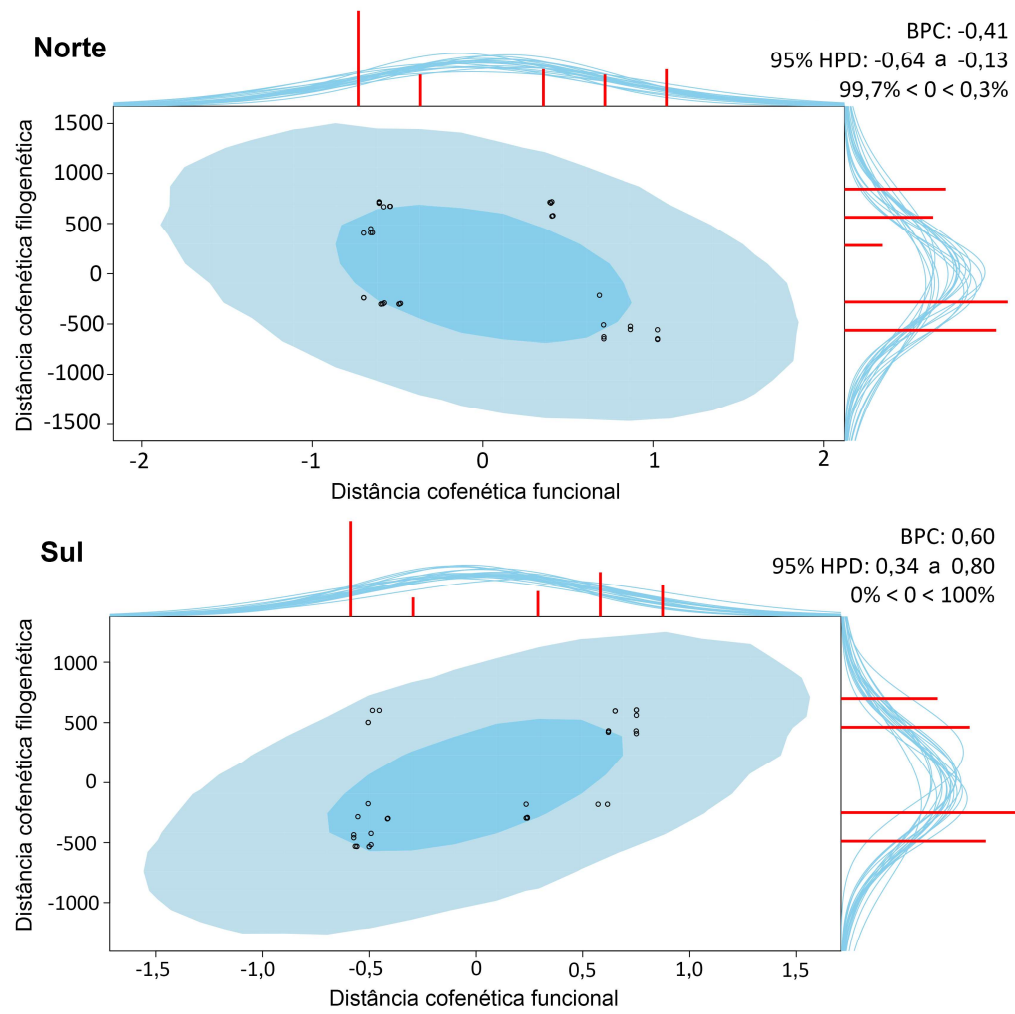


Figura 3 – Distância cofenética entre a filogenia e os traços funcionais das comunidades de lagartos da Caatinga. BPC= Correlação bayesiana de Pearson; HPD= probabilidade de distribuição posterior.

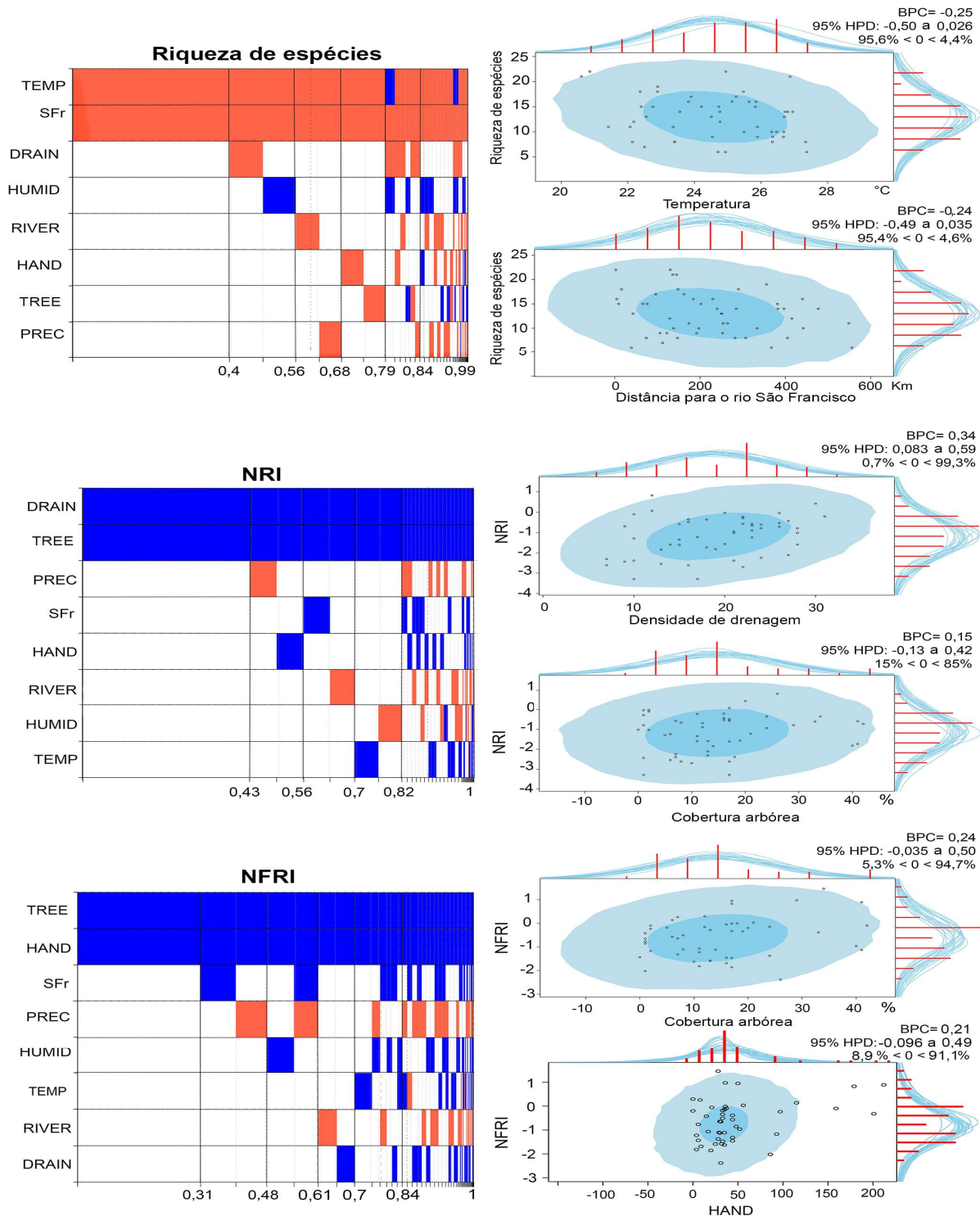


Figura 4 – Relação entre métricas de diversidade e fatores ambientais das comunidades ao norte do rio São Francisco. À esquerda, resultados dos modelos Bayesianos ponderados mostrando as probabilidades acumuladas das variáveis ambientais como predictoras da riqueza, estrutura filogenética (NRI) e estrutura funcional (NFRI) das comunidades ao norte do rio São Francisco. Azul e vermelho indicam correlação positiva e negativa, respectivamente. À direita, resultados da correlação bayesiana de Pearson, com azul escuro indicando 50% da probabilidade de distribuição posterior (HPD) e azul claro indicando 95% da HDP. BPC= correlação bayesiana de Pearson. TREE= Cobertura arbórea; DRAIN= Densidade de drenagem; HAND= Distância vertical para a drenagem mais próxima; HUMID= Média anual da umidade relativa do ar; PREC= Precipitação; RIVER= Distância para o rio mais próximo; SFr= Rio São Francisco; TEMP= Temperatura média anual.

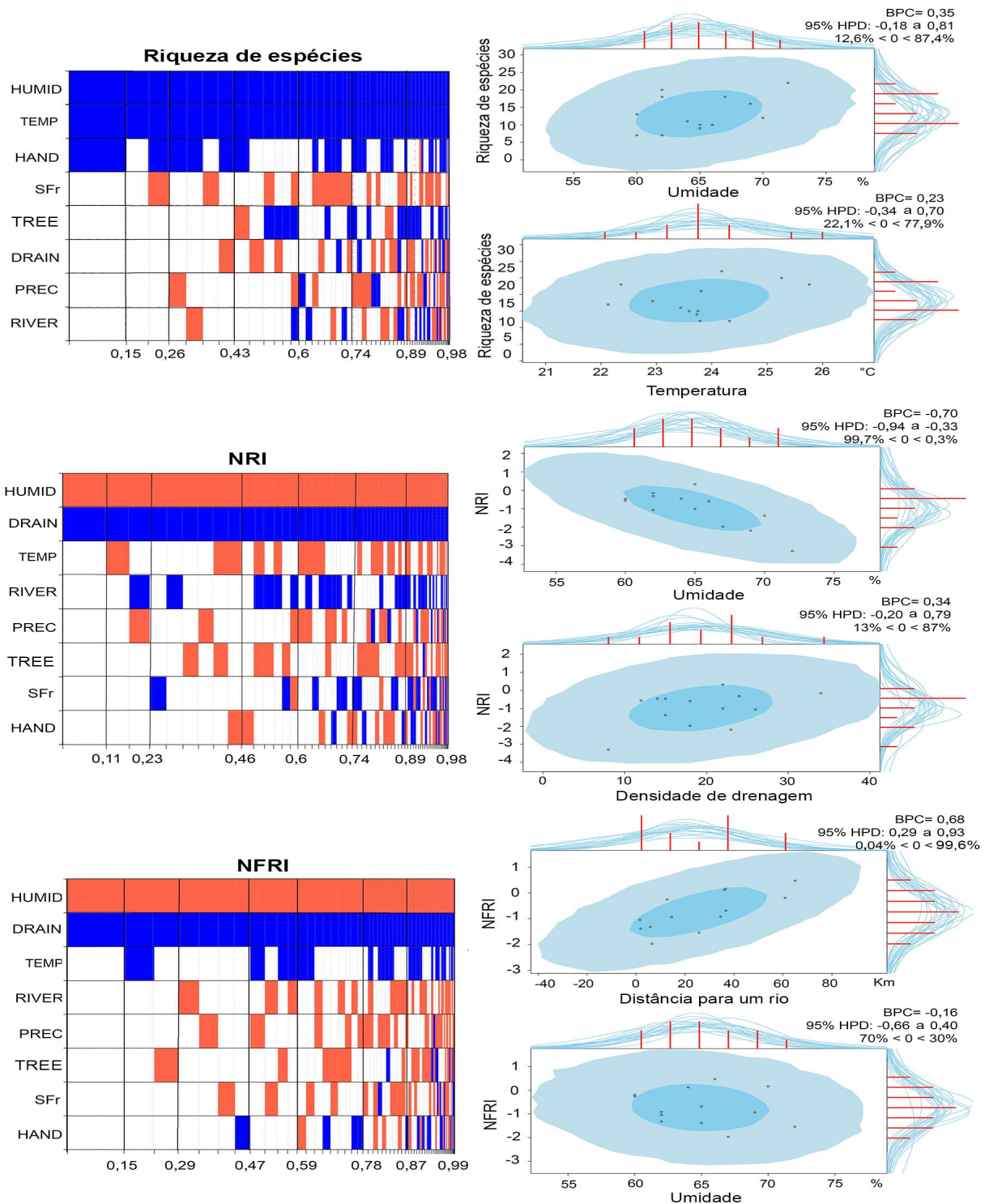


Figura 5 – Relação entre métricas de diversidade e fatores ambientais das comunidades ao sul do rio São Francisco. À esquerda, resultados dos modelos Bayesianos ponderados mostrando as probabilidades acumuladas das variáveis ambientais como preditoras da riqueza, estrutura filogenética (NRI) e estrutura funcional (NFRI) das comunidades ao sul do rio São Francisco. Azul e vermelho indicam correlação positiva e negativa, respectivamente. À direita, resultados da correlação bayesiana de Pearson, com azul escuro indicando 50% da probabilidade de distribuição posterior (HPD) e azul claro indicando 95% da HDP. Veja a Figura 4 para a definição das abreviações das variáveis abióticas.

DISCUSSÃO

Mostramos que as comunidades de lagartos do semiárido brasileiro são estruturadas por diferentes fatores em duas escalas espaciais. Em escala regional, demonstramos que o rSF atua como importante barreira biogeográfica, sendo o principal determinante pela divergência na composição das comunidades de cada lado de suas margens. A hipótese de rios como barreiras geográficas afirma que rios atuam limitando a dispersão e interrompendo o fluxo gênico, assim, aumentando as taxas de especiação (Wallace, 1854; Moraes *et al.*, 2016; Aliaga-Samanez *et al.*, 2020). Nossos resultados sustentam a hipótese do rSF como uma barreira efetiva devido à distribuição de 47% das espécies de lagartos amostradas estarem limitadas a uma de suas margens. Além disso, o efeito de barreira no rSF é prontamente detectável nos campos de dunas formados em cada margem, os quais favoreceram o estabelecimento de espécies psamófilas e endêmicas, originadas pelas forças vicariantes exercidas pelo rio (Rodrigues, 1996; Recoder e Rodrigues, 2020). Vários estudos têm dado suporte a hipótese de grandes rios como barreiras geográficas para algumas espécies de anfíbios (Dias-Terceiro *et al.*, 2015; Moraes *et al.*, 2016), de aves (Hayes e Sewlal, 2004; Oliveira *et al.*, 2017) e de primatas (Harcourt e Wood, 2012; Aliaga-Samanez *et al.*, 2020). Contudo, o efeito de barreira aparenta ser maior para organismos de baixa capacidade dispersora (Oliveira *et al.*, 2017). Em escala local, as comunidades de lagartos, definidas nos espaços taxonômico, funcional e filogenético são espacialmente estruturadas, com diferentes porções dos gradientes ambientais apresentando subconjuntos distintos de espécies coocorrentes, traços funcionais e histórias filogenéticas. No entanto, um mesmo conjunto de fatores abióticos não pode ser assumido como preditor das comunidades em ambas as margens do rio, o que é consistente com o encontrado para comunidades de anfíbios em áreas de floresta Amazônia (Dias-Terceiro *et al.*, 2015).

A riqueza de espécies foi altamente dependente dos níveis de severidade climática de cada margem do rio. Sob as condições climáticas comparativamente mais severas encontradas ao norte do rSF, localidades de temperaturas mais altas e mais distantes da margem do rSF apresentaram as comunidades menos diversas. Por outro lado, o clima mais ameno da região ao sul do rSF revelou gradientes de temperatura e umidade que são positivamente relacionados com a riqueza de

espécies. Estes resultados podem ser prontamente interpretados sob a luz da clássica relação curvilínea entre a temperatura do corpo de organismos ectotérmicos e o ótimo fisiológico (Huey *et al.*, 2009; Sinervo *et al.*, 2010; Caetano *et al.*, 2020). No geral, nossos resultados estão associados ao fato de que a temperatura local pode influenciar funções fisiológicas necessárias para a reprodução, crescimento e reprodução dos lagartos (Deutsch *et al.*, 2008; Sinervo *et al.*, 2010). Lagartos tropicais frequentemente são menos tolerantes a grandes variações de temperatura e precisam de investimento energético relativamente alto em termorregulação para evitar superaquecimento (Huey *et al.*, 2009). Por esta razão, é possível que os lagartos das áreas mais áridas ao norte do rSF estejam reduzindo seus tempos de forrageamento para incrementar mais tempo em termorregulação ativa (e. g. migrando para/entre habitats sombreados) ou vivenciando temperaturas acima do ótimo fisiológico ou próximas da temperatura corpórea crítica (Huey *et al.*, 2009). Em ambos os casos, parece plausível supor que as comunidades de lagartos ao norte do rSF são compostas por espécies que podem manter populações viáveis sob condições extremas de aridez, enquanto comunidades ao sul são compostas por uma níveis mais restritos de tolerância à aridez.

As comunidades de lagartos da Caatinga apresentaram estrutura filogenética e funcional predominantemente superdispersas. Embora não tenhamos explicitamente testado o efeito da competição, o sinal filogenético encontrado nos traços funcionais sugere que a alta aridez ao norte do rSF tem potencializado a competição e causado exclusão de espécies (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009). Comunidades superdispersas estruturadas pela competição foram particularmente explícitas em localidades cobertas por vegetação aberta e solos altamente drenados, como demonstrado pelos efeitos negativos da cobertura arbórea, HAND e densidade de drenagem sobre o NRI e NFRI. Especificamente, condições extremas de aridez têm evolutivamente selecionado traços adaptados a estresse hídrico e termal, com espécies funcionalmente similares sendo excluídas através da competição. Contudo, a correlação negativa entre as árvores filogenética e funcional das espécies ao norte do rSF sugere que a exclusão competitiva tem atuado principalmente sobre espécies filogeneticamente mais próximas. Alternativamente, este resultado pode ter sido originado devido às diferenças filogenéticas já presentes durante a montagem das comunidades. Em ambos os casos, os padrões de estrutura

das comunidades baseada na taxonomia ou nos traços funcionais parecem refletir processos evolutivos mediados por filtros ambientais que potencializam a competição.

Ao sul do rSF, a dispersão filogenética foi mais alta em áreas mais úmidas e com menor densidade de drenagem, ao passo que a dispersão funcional aumentou proporcionalmente com o aumento da umidade e da proximidade com riachos. Nas comunidades deste lado do rSF, lagartos mais aparentados foram ecologicamente mais similares e encontramos forte turnover filogenético ao longo de um gradiente de precipitação. Essa região apresenta chuvas mais bem distribuídas e menor déficit hídrico anual comparado ao norte do rSF (Velloso *et al.*, 2002; de Andrade *et al.*, 2017). Comunidades mais diversas e dispersas em áreas úmidas e próximas aos rios são esperadas devido à menor flutuação na disponibilidade de presas ao longo do ano (Pinheiro *et al.*, 2002; McCluney e Sabo, 2009; McCluney *et al.*, 2012). Por outro lado, baixa disponibilidade hídrica (densidade de drenagem) pode limitar o número de espécies na comunidade, sobretudo aquelas filogeneticamente próximas. Em comunidades depauperadas, lagartos podem expandir a largura de alguma dimensão do nicho para utilizar recursos abundantes e previamente não utilizados (Pianka, 2011; Pianka *et al.*, 2017). Por isso, levantamos a hipótese de que nas áreas mais áridas da Caatinga, as quais possuem menor riqueza de espécies, os lagartos expandem suas dimensões de nicho para utilizar o máximo de recursos disponíveis, aumentando o efeito da competição devido à maior sobreposição entre os pares de espécies que utilizam os mesmos recursos.

Os resultados apresentados neste estudo são amplamente relevantes para a conservação, vez que revelaram níveis bióticos de complementaridade entre diferentes áreas da Caatinga e providenciam informações acerca de efeitos da aridez que podem ser esperados para outros organismos ectotérmicos de baixa dispersão. O efeito de barreira provocado pelo rSF estrutura as comunidades de lagartos em escala regional por limitar a distribuição de quase metade das espécies da Caatinga à uma de suas margens. Além disso, a alta complementaridade encontrada entre as margens do rSF sugere que as regiões ao norte e ao sul deste rio representam unidades biogeográficas distintas. Em escala local, as comunidades apresentaram estrutura filogenética e funcional predominantemente superdispersa. Contudo, as comunidades de cada margem do rSF responderam de maneira distinta aos diferentes gradientes ambientais testados. Ao norte do rSF, área mais severa do semiárido

brasileiro, a temperatura e a cobertura arbórea foram os principais preditores pela composição e riqueza de espécies, e pelo turnover filogenético e funcional. Ao sul do rSF, a temperatura associada com a humidade e densidade de drenagem desempenhou um papel importante sobre a riqueza e turnover funcional, mas as variáveis relacionadas a água foram as principais preditoras pela superdispersão dos traços e filogenias. Consequentemente, variáveis relacionadas a água foram as principais determinantes pelo turnover taxonômico, filogenético e funcional. Além disso, o turnover taxonômico, filogenético e funcional demonstra que existe complementaridade biótica até em escala local. No geral, nossos resultados destacam a relevância de investigar as comunidades sob múltiplas dimensões da biodiversidade (e. g. taxonomia, filogenias e traços funcionais) e escalas espaciais. À luz do que é conhecido, parece plausível inferir que a competição potencializada pela aridez em escala local conduzem a estrutura das comunidades de lagartos da Caatinga na região semiárida brasileira.

Agradecimentos – Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pela bolsa de doutorado concedida a JGGS (processo 1595363) e pela bolsa de pós-doutorado concedida à RF. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) pela bolsa de pesquisador concedida a RWA (processo 303622/2015-6; 305988/2018-2) e a DOM (306541/2017-3). Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade-ICMBio pela permissão de coleta (29613-1) e ao Comitê de Ética em Pesquisa da Universidade Regional do Cariri pela aprovação deste estudo (00260/2016.1).

REFERÊNCIAS

- ALIAGA-SAMANEZ, A. et al. Modelling species distributions limited by geographical barriers: A case study with African and American primates. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 3, p. 444-453, 2020.
- ARZABE, C. et al. Herpetofauna da área de Curimataú, Paraíba. **Análise das variações da biodiversidade do Bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 264-280, 2005.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND JR, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.
- BOTTA-DUKÁT, Z. Cautionary note on calculating standardized effect size (SES) in randomization test. **Community Ecology**, v. 19, n. 1, p. 77-83, 2018.
- BUCKLEY, L. B.; HURLBERT, A. H.; JETZ, W. Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 9, p. 873-885, 2012.
- BUCKLEY, L. B.; JETZ, W. Lizard community structure along environmental gradients. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 2, p. 358-365, 2010.
- CAETANO, G. H. et al. Time of activity is a better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. **Oikos**, v. n/a, 2020.
- CALDAS, F. L. S. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga V: Seridó Ecological Station (Rio Grande do Norte, Brazil). **Check List**, v. 12, n. 4, p. 1929, 2016.
- CAROTHERS, J. H.; JAKSIC, F. M.; MARQUET, P. A. A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 69, n. 1, p. 301-307, 1996.
- CAVALCANTI, L. B. Q. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. **Check List**, v. 10, n. 1, p. 18-27, 2014.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology letters**, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.
- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2351-2363, 2011.

- DA SILVA, J. M. C.; BARBOSA, L. C. F. Impact of human activities on the Caatinga. In: DE ANDRADE, E. M.; DO NASCIMENTO AQUINO, D., *et al* (Ed.). **Caatinga**. Cham: Springer, v.1, 2017. p.359-368.
- DE ANDRADE, E. M. *et al*. Water as capital and its uses in the Caatinga. In: DA SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R., *et al* (Ed.). **Caatinga**. Cham: Springer, 2017. p.281-302.
- DE FRAGA, R. *et al*. Different environmental gradients affect different measures of snake β -diversity in the Amazon rainforests. **PeerJ**, v. 6, n. 1, p. e5628, 2018.
- DE FRAGA, R.; LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E. Mesoscale spatial ecology of a tropical snake assemblage: the width of riparian corridors in central Amazonia. **The Herpetological Journal**, v. 21, n. 1, p. 51-57, 2011.
- DE QUEIROZ, L. P. *et al*. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, J. M. C. D.; LEAL, I. R., *et al* (Ed.). **Caatinga**: Springer, 2017. p.23-63.
- DEUTSCH, C. A. *et al*. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 18, p. 6668-6672, 2008.
- DIAS-TERCEIRO, R. G. *et al*. A matter of scale: historical and environmental factors structure anuran assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. **Biotropica**, v. 47, n. 2, p. 259-266, 2015.
- DORNELAS, M. *et al*. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. **Science**, v. 344, n. 6181, p. 296-299, 2014.
- FICK, S. E.; HIJMANS, R. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017.
- GARDA, A. A. *et al*. Herpetofauna of protected areas in the caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). **Check List**, v. 9, n. 2, p. 405-414, 2013.
- GONÇALVES-SOUSA, J. G.; MESQUITA, D. O.; ÁVILA, R. W. Structure of a Lizard Assemblage in a Semiarid Habitat of the Brazilian Caatinga. **Herpetologica**, v. 75, n. 4, 2019.
- GÖTZENBERGER, L. *et al*. Which randomizations detect convergence and divergence in trait-based community assembly? A test of commonly used null models. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 6, p. 1275-1287, 2016.
- GÖTZENBERGER, L. *et al*. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. **Biological reviews**, v. 87, n. 1, p. 111-127, 2012.
- HARCOURT, A. H.; WOOD, M. A. Rivers as barriers to primate distributions in Africa. **International Journal of Primatology**, v. 33, n. 1, p. 168-183, 2012.

HAYES, F. E.; SEWLAL, J. A. N. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 11, p. 1809-1818, 2004.

HIJMANS, R. J. et al. Raster: geographic data analysis and modeling. **R-package version 2.3-40**. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=raster> (accessed 29 April 2019). 2015.

HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, n. 1, p. 227-248, 2012.

HUEY, R. B. et al. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1664, p. 1939-1948, 2009.

IGBP. **Science Plan and Implementation Strategy**. IGBP Report No. 55. IGBP Secretariat, Stockholm. 2006. 76.

JOMBART, T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. **Bioinformatics**, v. 24, n. 11, p. 1403-1405, 2008.

JOMBART, T.; COLLINS, C. A tutorial for discriminant analysis of principal components (DAPC) using adegenet 2.0.0. **Imperial College London-MRC Centre for Outbreak Analysis and Modelling**, v. 43, n. 1, p. 1-43, 2015.

JOMBART, T. et al. Putting phylogeny into the analysis of biological traits: a methodological approach. **Journal of Theoretical Biology**, v. 264, n. 3, p. 693-701, 2010.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

KRAFT, N. J. et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **The American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271-283, 2007.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299-305, 2010.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B. 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. **R package version 1.0-12**. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.html> (Accessed in 29 April 2019). 2014.

LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio**, v. 80, n. 2, p. 107-138, 1989.

- MASON, N. W. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 794-806, 2013.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. J. E. L. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085-1093, 2010.
- MCCLUNEY, K. E. et al. Shifting species interactions in terrestrial dryland ecosystems under altered water availability and climate change. **Biological Reviews**, v. 87, n. 3, p. 563-582, 2012.
- MCCLUNEY, K. E.; SABO, J. L. Water availability directly determines per capita consumption at two trophic levels. **Ecology**, v. 90, n. 6, p. 1463-1469, 2009.
- MESQUITA, D. O. et al. Life-history patterns of lizards of the world. **The American Naturalist**, v. 187, n. 6, p. 689-705, 2016.
- MEYNARD, C. N. et al. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 6, p. 893-903, 2011.
- MORAES, L. J. et al. The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 11, p. 2113-2124, 2016.
- MORAN, P. A. J. B. Notes on continuous stochastic phenomena. **Biometrika**, v. 37, n. 1/2, p. 17-23, 1950.
- MOURA, M. R. et al. Environmental constraints on the compositional and phylogenetic beta-diversity of tropical forest snake assemblages. **Journal of Animal Ecology**, v. 86, n. 5, p. 1192-1204, 2017.
- MÜNKEMÜLLER, T. et al. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 2020, p. 1-18, 2020.
- NASCIMENTO, F. F. D. et al. Colonization process of the Brazilian common vesper mouse, *Calomys expulsus* (Cricetidae, Sigmodontinae): a biogeographic hypothesis. **Journal of Heredity**, v. 102, n. 3, p. 260-268, 2011.
- OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package. **R package version 2.5-2**. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> (accessed 10 November 2018). 2018.
- OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, A. J. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2017.

PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, v. 20, n. 2, p. 289-290, 2004.

PASSOS, D. C.; MESQUITA, P. C. M. D.; BORGES-NOJOSA, D. M. Diversity and seasonal dynamic of a lizard assemblage in a Neotropical semiarid habitat. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 51, n. 1, p. 19-28, 2016.

PEDROSA, I. M. M. D. C. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 4, 2014.

PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 4, n. 1, p. 53-74, 1973.

_____. Biodiversity and community stability. In: PIANKA, E. R. (Ed.). **Evolutionary ecology**. USA: Ebook, v.7, 2011. cap. 18, p.388-412.

PIANKA, E. R. et al. Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. **The American Naturalist**, v. 190, n. 5, p. 601-616, 2017.

PINHEIRO, F. et al. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. **Austral Ecology**, v. 27, n. 2, p. 132-136, 2002.

PODANI, J.; SCHMERA, D. On dendrogram-based measures of functional diversity. **Oikos**, v. 115, n. 1, p. 179-185, 2006.

POWNEY, G. et al. Hot, dry and different: Australian lizard richness is unlike that of mammals, amphibians and birds. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 3, p. 386-396, 2010.

PRUDENTE, A. L. C. et al. Checklist of Lizards of the Juruti, state of Pará, Brazil. **Check List**, v. 9, n. 1, p. 42-50, 2013.

RAFTERY, A. E.; MADIGAN, D.; HOETING, J. A. Bayesian model averaging for linear regression models. **Journal of the American Statistical Association**, v. 92, n. 437, p. 179-191, 1997.

RECODER, R. S.; RODRIGUES, M. T. Diversification Processes in Lizards and Snakes from the Middle São Francisco River Dune Region, Brazil. In: VALLENTÍ, R. e CARNAVAL, A. C. (Ed.). **Neotropical Diversification: Patterns and Processes**: Springer, 2020. p.713-740.

VALLENTÍ, R. e CARNAVAL, A. C. (Ed.). **Neotropical Diversification: Patterns and Processes**: Springer, 2020. p.713-740.

RENNÓ, C. D. et al. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, v. 112, n. 9, p. 3469-3481, 2008.

- RODRIGUES, M. T. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 4, p. 513-523, 1996.
- RODRIGUES, M. T. Herpetofauna da Caatinga. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M., *et al* (Ed.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco, 2003. p.181-236.
- RYAN, M. J. et al. Too dry for lizards: short-term rainfall influence on lizard microhabitat use in an experimental rainfall manipulation within a piñon-juniper. **Functional Ecology**, v. 30, n. 6, p. 964-973, 2016.
- SCHALL, J. J.; PIANKA, E. R. Geographical trends in numbers of species. **Science**, v. 201, n. 4357, p. 679-686, 1978.
- SHINE, R. Life-history evolution in reptiles. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 23-46, 2005.
- SINERVO, B. et al. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. **Science**, v. 328, n. 5980, p. 894-899, 2010.
- SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Functional and phylogenetic structure of forest and savanna bird assemblages across spatial scales. **Ecography**, v. 39, n. 6, p. 533-541, 2016.
- STARK, J. et al. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. **Oikos**, v. 126, n. 11, p. 1650-1659, 2017.
- SUDENE. **Superintendência do desenvolvimento do Nordeste**. Nova delimitação Semiárido. Available at http://www.sudene.gov.br/images/arquivos/semiarido/arquivos/Rela%C3%A7%C3%A3o_de_Munic%C3%ADpios_Semi%C3%A1rido.pdf (accessed 25 March 2020). 2018.
- TONINI, J. F. R. et al. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. **Biological Conservation**, v. 204, p. 23-31, 2016.
- ULRICH, W. Species co-occurrences and neutral models: reassessing JM Diamond's assembly rules. **Oikos**, v. 107, n. 3, p. 603-609, 2004.
- VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões propostas para o Bioma Caatinga**. Associação Plantas do Nordeste; Instituto de Conservação Ambiental. 1ed. 2002. 76.
- VIEIRA, R. et al. Identifying areas susceptible to desertification in the Brazilian northeast. **Solid Earth**, v. 6, n. 1, p. 347-360, 2015.
- WALLACE, A. R. J. A. On the monkeys of the Amazon. **Annals Magazine of Natural History**, v. 14, n. 84, p. 451-454, 1854.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2403-2413, 2011.

WIENS, J. J.; KOZAK, K. H.; SILVA, N. Diversity and niche evolution along aridity gradients in North American lizards (Phrynosomatidae). **Evolution**, v. 67, n. 6, p. 1715-1728, 2013.

ZEUGNER, S.; FELDKIRCHER, M. Bayesian model averaging employing fixed and flexible priors: The BMS package for R. **Journal of Statistical Software**, v. 68, n. 4, p. 1-37, 2015.

3 DETERMINANTES DO USO DOS RECURSOS EM COMUNIDADES DE LAGARTOS DA CAATINGA SEMIÁRIDA NEOTROPICAL

RESUMO

Animais não-sésseis podem particionar as dimensões espacial, trófica e temporal do nicho ecológico para reduzir os efeitos da competição e possibilitar a coexistência. Neste estudo, investigamos o nicho espacial (microhabitat) e trófico (dieta) de quatro comunidades na Caatinga para testar a hipótese de que os lagartos particionam o nicho espacial e trófico e que este particionamento é consequência da competição. As coletas foram realizadas por três coletores em expedições únicas de dez dias em quatro localidades (Cuité, Casa Nova, Contendas do Sincorá e Palmas de Monte Alto), contemplando a estação seca dos anos 2017 e 2018. Detectamos padrões não-aleatórios de sobreposição maiores e menores que o esperado pelo acaso no uso do microhabitat em Cuité e Casa Nova, respectivamente. A alta sobreposição detectada em Cuité sugere competição atual intensa pelos microhabitats disponíveis ou que os microhabitats são abundantes. A presença de várias espécies com severas adaptações aos habitats arenosos das dunas paleoquaternárias do rio São Francisco sugere que a morfologia dos lagartos representa um fator determinante para o particionamento do nicho espacial dos lagartos desta localidade. A sobreposição espacial aleatória em Contendas do Sincorá e Palmas de Monte Alto indica que os microhabitats não são limitantes e que a competição não atua de forma determinante sobre o nicho espacial. Detectamos particionamento no nicho trófico dos lagartos de Casa Nova, Contendas do Sincorá e Cuité, sugerindo que a competição no passado foi determinante pela montagem dessas comunidades. Os padrões de sobreposição espacial e trófico aleatórios em Palmas de Monte Alto apontam que a competição não representa um fator determinante pela estrutura desta comunidade. Efeitos filogenéticos foram predominantemente os principais determinantes pelo uso dos recursos nas comunidades estudadas.

Palavras-chave: Competição. Estrutura histórica. Filogenia. Nicho ecológico. Particionamento do nicho.

ABSTRACT

Non-sessile animals could partition the use of resources mainly in temporal, spatial and food niche dimensions, reducing the effects of competition and allowing coexistence. Herein, we investigated the spatial (microhabitat) and trophic (food) niche dimensions in four lizard communities in the Neotropical semiarid Caatinga, to test the hypothesis that lizards partition the use of resources and that partitioning is a consequence of competition. Three collectors collected the samples in unique ten-day expeditions in each site, covering the dry season of the years 2017 and 2018. We detected non-random patterns of overlap higher and lower than expected by chance in the use of microhabitat in Cuité and Casa Nova, respectively. The high overlap detected in Cuité suggests intense current competition for available microhabitats or that microhabitats are abundant. The presence of several species with severe adaptations to the sandy habitats of the paleoquaternary dunes of the São Francisco river suggests that the morphology of the lizards is determinant for the partitioning of the spatial niche of the lizards in this location. The random spatial overlap in Contendas do Sincorá and Palmas de Monte Alto indicates that microhabitats are not limiting factor and competition does not play an important role on the spatial niche. We detected trophic niche partitioning of the lizards from Casa Nova, Contendas do Sincorá and Cuité, suggesting that competition in the past was determinant for the assembly of these communities. The random spatial and trophic overlap patterns in Palmas de Monte Alto highlights that competition is not a determining factor for the structure of this community. Phylogenetic effects were predominantly the main determinants for the use of resources in the communities studied. The morphology, physiology, behavior and foraging mode are potential determinants for the levels of competition and patterns of coexistence among Caatinga lizards.

Key-words: Competition. Ecological niche. Historical structure. Niche partitioning. Phylogeny.

INTRODUÇÃO

Seja por inércia filogenética ou plasticidade fenotípica, animais não-sésseis podem particionar o uso dos recursos principalmente nas dimensões temporal, espacial e alimentar do nicho, reduzindo os efeitos da competição e possibilitando a coexistência (Chesson, 2000; Levine e HilleRisLambers, 2009; Pianka et al., 2017). A sobreposição de nicho representa o uso de um recurso em comum por duas ou mais espécies (Colwell e Futuyma, 1971) e padrões não-aleatórios na sobreposição de nicho têm sido tradicionalmente considerados como evidência de competição (Gotelli e Graves, 1996). Por exemplo, padrões de sobreposição de nicho não-aleatórios e menores que o esperado ao acaso (particionamento de nicho) são considerados evidência de competição atual ou no passado (Schoener, 1974; Connell, 1980; Rabosky et al., 2011). Alternativamente, padrões de sobreposição de nicho não-aleatórios e maiores que o esperado pelo acaso podem refletir intensa competição atual por determinado recurso ou abundância de recursos associada à ausência de competição detectável no presente (Schoener, 1983; Glasser e Price, 1988).

Fatores históricos (como história evolutiva e inércia filogenética) podem atuar isoladamente ou em conjunto com fatores ecológicos (como disponibilidade de presas e interações bióticas) para determinar a estrutura das comunidades (Vitt et al., 2003; Vitt e Pianka, 2005; HilleRisLambers et al., 2012). Estudos realizados em diferentes escalas e em ambientes com condições extremamente diferentes têm confirmado que fatores históricos influenciam porções da estrutura de comunidades de lagartos, por restringir a biologia de uma espécie devido a adaptações ocorridas na história evolutiva dos lagartos (Pianka, 1973; Vitt et al., 1999; Vitt et al., 2003; Vitt e Pianka, 2005; Gonçalves-Sousa et al., 2019). A influência de efeitos históricos em determinada comunidade é prontamente detectada pela ausência de divergência em traços funcionais que estão notoriamente relacionados com as histórias de vida dos lagartos (Vitt e Pianka, 2005; Mesquita et al., 2007; Mesquita et al., 2016).

O nicho de uma espécie é multidimensional e dinâmico, respondendo às variações espaço-temporais das condições abióticas, recursos e interações bióticas (Pianka et al., 2017). Por essa razão, a variação nas características abióticas e bióticas associada com a composição de espécies de cada localidade tem conduzido a diferentes padrões de organização das comunidades de lagartos. Por exemplo,

estudos realizados em diversos ambientes na região Neotropical detectaram padrões de sobreposição não-aleatórios nas dimensões espacial (uso dos microhabitats) e trófica (consumo de presas) do nicho. Nesta região, particionamento do nicho das comunidades de lagartos foi encontrado desde ambientes florestados, como na floresta tropical Amazônica (Vitt e Zani, 1996; Vitt et al., 1999), até ambientes abertos, como na savana estépica brasileira (Caatinga) (Vitt, 1995; Gonçalves-Sousa et al., 2019). Em habitats de savana (Cerrado), particionamento do nicho espacial não foi detectado enquanto o particionamento no nicho trófico foi detectado em algumas localidades (Gainsbury e Colli, 2003; Werneck et al., 2009).

Neste estudo, investigamos as dimensões espacial e trófica do nicho de quatro comunidades de lagartos em habitats de Caatinga do semiárido Neotropical brasileiro. Quantificamos a largura e a sobreposição de nicho espacial e trófico em cada comunidade para avaliar a extensão em que os lagartos da Caatinga particionam o uso do espaço e alimento disponíveis. Como a competição é determinante pela superdispersão filogenética e de traços funcionais dos lagartos da Caatinga (Capítulo 1), esperamos encontrar que fatores ecológicos sejam melhores preditores que fatores históricos para o particionamento do nicho ecológico.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo

As quatro comunidades de lagartos estudadas estão localizadas em áreas de vegetação típica de Caatinga, uma savana estépica composta por plantas decíduas e espinhosas. A região semiárida brasileira possui aproximadamente 1.128.697 km² de extensão (13.3% do território nacional; SUDENE, 2018) e é coberta principalmente por vegetação de Caatinga. Esta região é marcada pela irregularidade e imprevisibilidade das chuvas, as quais ocorrem numa curta estação, com média de precipitação anual de 773 mm (de Andrade et al., 2017). A Caatinga apresenta fitofisionomias diversas, moldadas pelas condições abióticas de cada local, com espécies de plantas adaptadas ao clima quente e semiárido, como caducifólia e hiperxerófila (da Silva et al., 2017; de Queiroz et al., 2017).

Estudamos duas comunidades localizadas ao norte do rio São Francisco, nos municípios de Casa Nova, estado da Bahia (9°24'S; 41°09'O; 347m altitude) e Cuité, estado da Paraíba (6°30'S; 35°56'O; 520m); e duas ao sul, no município de Contendas do Sincorá (13°50'S; 41°03'O; 356m), e no Parque Estadual Serra dos Montes Altos, município de Palmas de Monte Alto (14°17'S; 43°09'O; 574m), ambas no estado da Bahia (Figura 7).

O rio São Francisco representa um importante fator histórico estruturador de comunidades de lagartos por limitar a dispersão em nível regional (Recoder e Rodrigues, 2020; Capítulo 1). O norte do rio São Francisco representa o setor mais severo da região semiárida brasileira. O déficit hídrico na maior parte do ano causado pela concentração de chuvas em um curto período, associado com a deterioração ambiental causada por pressões antrópicas têm formado núcleos extensos de desertificação (Vieira et al., 2015), resultando em aumento da temperatura, diminuição da umidade e alteração da estrutura dos habitats utilizados pelos lagartos. Por outro lado, os níveis de umidade do setor ao sul deste rio permitem maior duração de corpos d'água temporários, sustentando maior heterogeneidade de habitats e menor flutuação anual de presas que na região norte (Pinheiro et al., 2002; McCluney et al., 2012; de Queiroz et al., 2017).

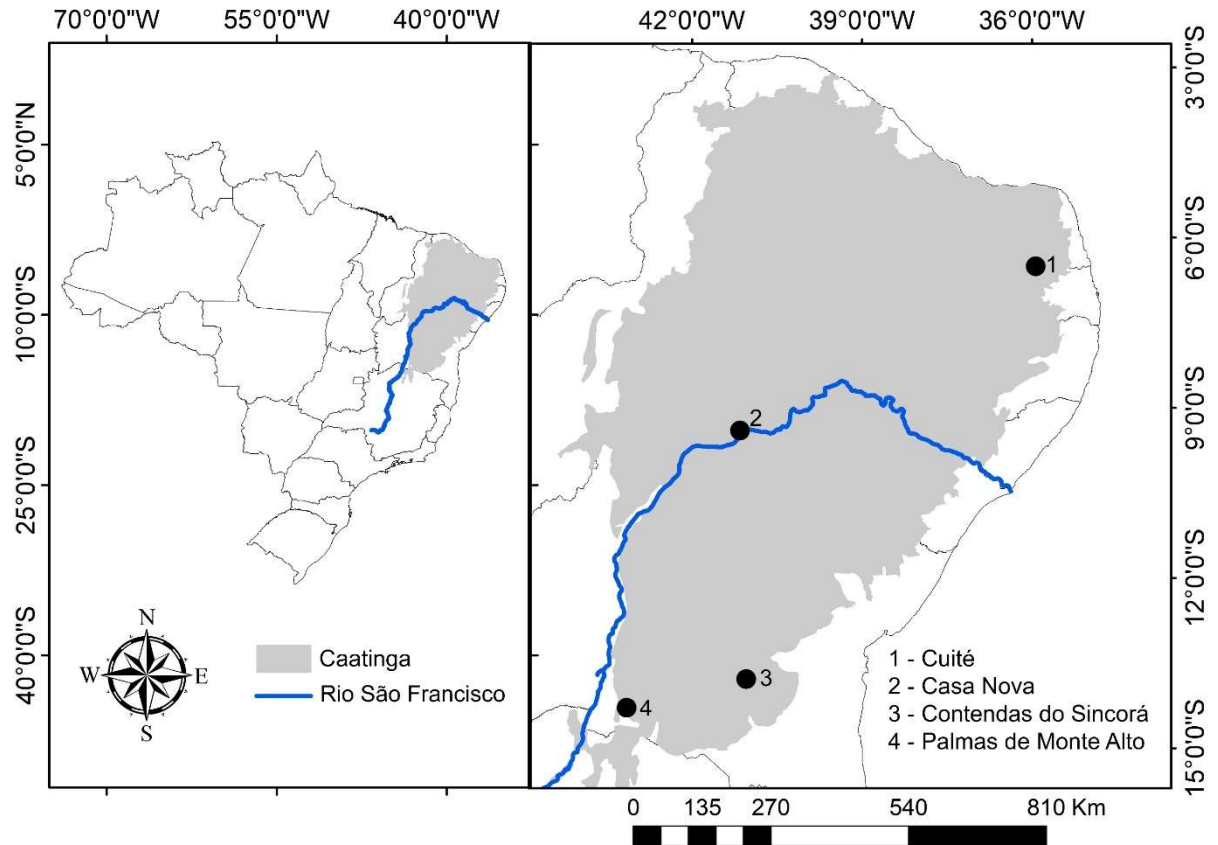


Figura 6 – Localização das comunidades de lagartos estudadas na Caatinga, região semiárida neotropical.

Coleta dos dados

As coletas foram realizadas por expedição única de dez dias em cada área, contemplando a estação seca dos anos 2017 e 2018. Os lagartos foram coletados por busca ativa, manualmente e com auxílio de ligas de borracha por três coletores. Cada coletor fez busca ativa por 6 h durante o dia e 4 h durante a noite, totalizando 300 horas de esforço amostral em cada área. Os três coletores procuraram por lagartos em todos os possíveis microhabitats presentes em cada área, registrando o microhabitat utilizado por cada espécime no momento do primeiro avistamento. Categorizamos os microhabitats utilizados pelos lagartos de acordo com as seguintes categorias: bromélia, cupinzeiro, folhiço, galho de árvore, rocha, serrapilheira (formada principalmente por galhos caídos), solo entre vegetação, solo exposto, tronco caído e tronco de árvore viva.

Os lagartos coletados foram eutanasiados com dose letal de cloridrato de lidocaína, fixados em formaldeído 10%, preservados em álcool a 70% e, posteriormente, tombados na Coleção Herpetológica da Universidade Regional do Cariri-URCA, sob aprovação do Comitê de Experimentação e Uso de Animais da URCA (00260/2016.1). No laboratório, removemos e analisamos, sob microscópio estereoscópico, os estômagos de todos os indivíduos coletados para identificar os itens alimentares no menor nível taxonômico possível (geralmente ordem). Em seguida, mensuramos comprimento e largura dos itens mais intactos encontrados nos estômagos (máximo cinco por categoria), com um paquímetro digital ($\pm 0,01\text{mm}$), para estimar seus respectivos volumes através da fórmula elipsóide: $V = \frac{4}{3}\pi \left(\frac{C}{2}\right) \left(\frac{L}{2}\right)^2$, onde V = volume, C = comprimento e L = largura.

Análise dos dados

Para avaliar a suficiência amostral, utilizamos o número de observações de uso do microhabitat para elaborar uma curva de rarefação e estimar a diversidade através de estimadores baseados em abundância (Chao1 e ACE) no pacote vegan (Oksanen et al., 2018) do ambiente de programação R (R Core Team, 2019). Utilizamos o índice de Jaccard no pacote vegan para avaliar a dissimilaridade de espécies entre as quatro comunidades.

As estimativas de composição da dieta, larguras e sobreposições nos nichos foram realizadas em separado para cada uma das quatro comunidades estudadas. Assim, utilizamos o pacote spaa (Zhang et al., 2013) do ambiente de programação R (R Core Team, 2019), para estimar a largura do nicho espacial (B_{sp}) e trófico (B_{trof}) para cada espécie, bem como a sobreposição entre os pares de espécies de cada comunidade. Para a largura de nicho selecionamos o método “Levins”, o qual gera valores de B que podem variar de 1 (uso exclusivo de uma única categoria de microhabitat ou presa, hábito especialista) para n (uso igual de todas as categorias, hábito generalista). Para a sobreposição de nicho utilizamos o método “Pianka”, o qual gera valores que variam de 0 (sem sobreposição) para 1 (total sobreposição no uso dos recursos). A matriz utilizada para calcular a largura e sobreposição dos nichos espacial e trófico foi construída com espécies nas colunas, categorias de microhabitats ou presas nas linhas e os valores das células

correspondem à frequência de uso de cada categoria de microhabitat para nicho espacial e ao volume das presas para o nicho trófico.

Utilizamos modelos nulos para testar se a sobreposição média observada no nicho espacial e trófico difere do esperado pelo acaso no pacote EcosimR (Gotelli et al., 2015) do R. Estes modelos foram obtidos a partir de 1000 aleatorizações (pseudocomunidades) das matrizes originais dos dados e foram utilizados para buscar por padrões não-aleatórios na sobreposição de nicho espacial e trófico entre os pares de espécies. Configuramos os modelos nulos com a métrica “pianka” e algoritmo RA2. O algoritmo RA2 substitui os valores de uso de microhabitat e categoria de presa da matriz original por uma aleatorização uniforme entre zero e um mas retendo a estrutura zero da matriz (Winemiller e Pianka, 1990), o que é essencial para se verificar a existência de partição de nichos.

Executamos análises filogenéticas de componentes principais – pPCA (Jombart et al., 2010) para avaliar como o nicho espacial e trófico é influenciado por fatores históricos (filogenia) ou ecológicos. A pPCA determina se existe influência histórica (filogenética) sobre os dados ecológicos, podendo resultar em estrutura global (histórica), indicando forte inércia filogenética na conservação dos traços ecológicos; ou estrutura local (ecológica), indicando convergência ecológica e resultando numa variação dos traços próximos aos ramos terminais da árvore filogenética. Esta análise foi executada no pacote adephylo (Jombart e Dray, 2013) do R, utilizando apenas indivíduos identificados a nível de espécie. A matriz utilizada para calcular a pPCA foi a mesma que a utilizada para calcular a estrutura, exceto que os valores das células correspondem às proporções do uso dos recursos.

RESULTADOS

Riqueza de espécies

A riqueza média de lagartos foi de 13 espécies por comunidade, variando de nove espécies em Contendas do Sincorá à 16 espécies em Casa Nova. As quatro comunidades somaram 27 espécies, pertencentes à nove famílias, das quais Teiidae (6 spp.), Gymnophthalmidae (5 spp.) e Tropiduridae (5 spp.) foram as mais diversas (Tabela 1). As espécies mais abundantes (agrupando as quatro áreas) foram:

Tropidurus hispidus (n= 190), *Ameivula pyrrhogularis* (n= 169), *Tropidurus semitaeniatus* (n= 99), e *Phyllopezus pollicaris* (n= 92) (Tabela 1).

As curvas de rarefação se aproximaram da assíntota em todas as localidades, exceto Palmas de Monte Alto (Figura 8). Em todas as localidades, os índices Chao1 e ACE estimaram riqueza média de uma a duas espécies a mais que o encontrado por nós, sugerindo que a amostragem nas quatro localidades foi satisfatória. As comunidades apresentaram dissimilaridade na composição de espécies em cerca de 60%, exceto por Palmas de Monte Alto, a qual apresentou os maiores valores de dissimilaridade (Tabela 2).

Tabela 1 – Composição de quatro comunidades de lagartos em áreas de Caatinga do semiárido Neotropical. As colunas correspondem aos municípios em que as comunidades foram amostradas e os valores das células representam o número de indivíduos observados cada comunidade.

Taxa	Casa Nova	Contendas do Sincorá	Cuité	Palmas de Monte Alto	Total
Gekkonidae					
<i>Hemidactylus agrius</i>	4	-	-	-	4
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>	8	3	9	10	30
<i>Hemidactylus mabouia</i>	-	5	-	-	5
<i>Lygodactylus klugei</i>	15	10	18	-	43
Gymnophthalmidae					
<i>Acratosaura mentalis</i>	-	-	3	-	3
<i>Calyptommatus leiolepis</i>	12	-	-	-	12
<i>Nothobachia ablephara</i>	5	-	-	-	5
<i>Procellosaurinus tetradactylus</i>	2	-	-	-	2
<i>Vanzosaura multiscutata</i>	-	-	8	1	9
Iguanidae					
<i>Iguana iguana</i>	-	-	-	2	2
Mabuyidae					
<i>Brasiliscincus heathi</i>	5	-	9	-	14
Phyllodactylidae					
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	11	-	11	10	32
<i>Phyllopezus periosus</i>	-	-	19	-	19
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	32	16	16	28	92
Polychrotidae					
<i>Polychrus acutirostris</i>	-	-	1	1	2
Sphaerodactylidae					
<i>Coleodactylus meridionalis</i>	-	-	11	12	23
Teiidae					
<i>Ameiva ameiva</i>	-	-	-	2	2
<i>Ameivula nigrigula</i>	-	-	-	42	42
<i>Ameivula pyrrhogularis</i>	31	77	61	-	169
<i>Ameivula</i> sp1.	40	-	-	-	40
<i>Ameivula</i> sp2.	5	-	-	-	5
<i>Salvator merianae</i>	1	1	-	2	4
Tropiduridae					
<i>Eurolophosaurus divaricatus</i>	25	-	-	-	25
<i>Tropidurus cocorobensis</i>	-	-	-	9	9
<i>Tropidurus hispidus</i>	25	54	28	83	190
<i>Tropidurus pinima</i>	-	34	-	31	65
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	55	5	39	-	99
Abundância	276	205	233	233	947
Riqueza	16	9	13	13	27

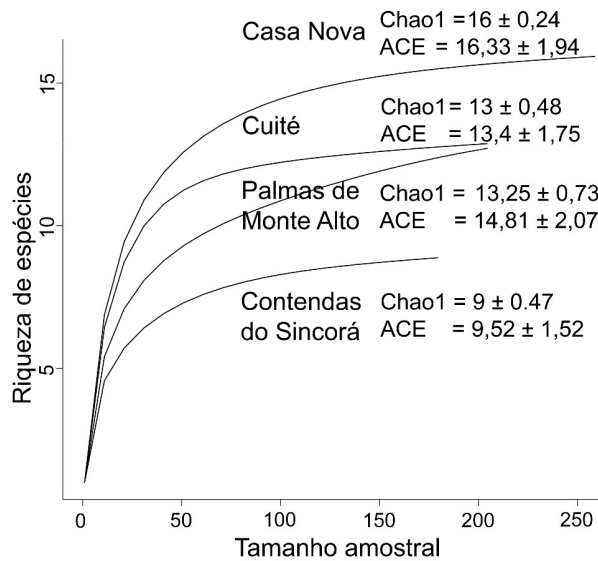


Figura 7 – Curvas de rarefação e estimadores de diversidade baseados em abundância (Chao1 e ACE) das quatro comunidades de lagartos estudadas na Caatinga semiárida neotropical.

Tabela 2 – Dissimilaridade baseada no índice de Jaccard sobre a ocorrência de espécies de quatro comunidades de lagartos estudadas na região semiárida brasileira.

	Casa Nova	Contendas do Sincorá	Cuité	Palmas de Monte Alto
Casa Nova	0			
Contendas do Sincorá	0.61	0		
Cuité	0.62	0.63	0	
Palmas de Monte Alto	0.79	0.71	0.63	0

Nicho espacial

Tropidurus hispidus foi uma das espécies mais generalistas no uso do microhabitat nas quatro áreas, junto à *Ameivula* sp1. em Casa Nova, *A. pyrrhogularis* em Contendas do Sincorá, *Gymnodactylus geckoides* em Cuité, e *P. pollicaris* em Palmas de Monte Alto (APÊNDICE B, Tabela 3).

Os geckos apresentaram os maiores valores de sobreposição espacial entre os pares de espécies em Casa Nova: *Hemidactylus agrius* com ambos *Hemidactylus brasilianus* (0,99) e *Lygodactylus klugei* (1,00), e *H. brasilianus* com *L.*

klugei (0,99); e em Contendas do Sincorá: *Hemidactylus mabouia* vs *H. brasiliensis* (0,97). Em Cuité, os maiores valores de sobreposição espacial ocorrem entre *Acratosaura mentalis* com ambos *Coleodactylus meridionalis* (1,00) e *Vanzosaura multiscutata* (1,00), *C. meridionalis* com *V. multiscutata* (1,00), *Phyllopezus periosus* com ambos *P. pollicaris* (0,92) e *T. semitaeniatus* (1,00); e *P. pollicaris* com *T. semitaeniatus* (0,92). Em Palmas de Monte Alto a maior sobreposição ocorreu entre *P. pollicaris* e *Tropidurus cocorobensis* (0,92; APÊNDICE C, Tabela 4).

As análises de pseudocomunidades revelaram padrões não-aleatórios no uso do microhabitat (nicho espacial) em Casa Nova ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,206$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,247$; $p = 0,019$) e em Cuité ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,312$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,263$; $p = 0,042$). As comunidades de Contendas do Sincorá ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,250$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,284$; $p = 0,215$) e Palmas de Monte Alto ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,263$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,267$; $p = 0,436$) não diferiram significativamente do esperado ao acaso.

A pPCA revelou maior influência filogenética do que ecológica sobre o nicho espacial nas comunidades de Casa Nova, Contendas do Sincorá e Cuité (Figura 9). Embora fatores ecológicos tenham maior influência sobre o nicho espacial dos lagartos de Palmas de Monte Alto, observando os eixos (eigenvalues) podemos concluir que a filogenia atua em conjunto com fatores ecológicos na determinação do uso dos microhabitats (Figura 9).

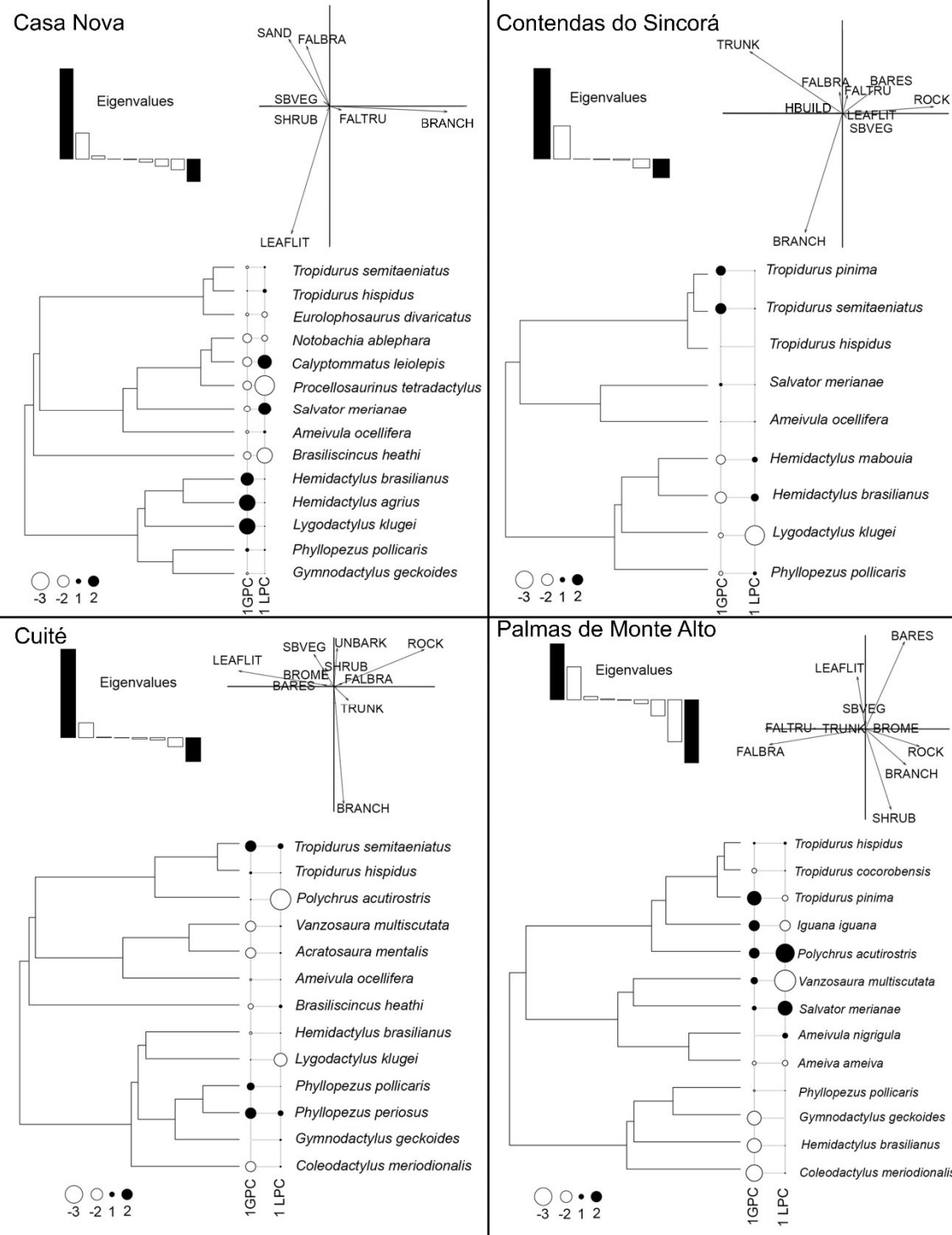


Figure 8 – Análise filogenética de componentes principais para o uso dos microhabitats pelos lagartos de quatro comunidades na Caatinga semiárida neotropical. O painel da esquerda mostra árvores construídas com a composição de espécies de cada comunidade. GPC e LPC indicam o primeiro componente global (histórico; círculos pretos) e local (ecológico; círculos brancos), respectivamente. O tamanho dos círculos é proporcional ao comprimento dos eixos (eigenvalues). BARES= solo exposto; BRANCH = galho de árvore; BROME = bromélia; HBUILD = construção humana; LEAFLIT= folhiço; FALBRA = serrapilheira formada por galhos; ROCK = rochas; SAND = solo arenoso; SBVEG = solo entre vegetação; SHRUB = arbusto; UNBARK = sob casca de árvore; TRUNK= tronco de árvore.

Nicho trófico

A dieta dos lagartos foi principalmente composta por artrópodes, mas também incluiu lagartos e material vegetal. A largura de nicho trófico baseado no volume das presas variou de 1 (*Brasiliscincus heathi* em Casa Nova) à 6,38 (*T. semitaeniatus* em Cuité; APÊNDICE D, Tabela 5).

Em Casa Nova, as maiores sobreposições de nicho trófico ocorreram entre os tropidurídeos *Eurolophosaurus divaricatus* e *T. semitaeniatus* (0,99), entre os geckos *G. geckoides* e *L. klugei* (0,89) e entre *B. heathi* e *H. agrius* (0,89); em Contendas do Sincorá a maior sobreposição trófica ocorreu entre os congêneres *H. agrius* e *H. mabouia*; em Cuité ocorreu entre *B. heathi* e *G. geckoides* (0,95), enquanto que em Palmas de Monte Alto ocorreu entre *Ameivula nigrigula* e *T. hispidus*, e entre *C. meridionalis* e *G. geckoides* (APÊNDICE C, Tabela 4).

As análises de pseudocomunidades baseadas no volume da dieta revelaram padrões não-aleatórios no nicho trófico nas comunidades de Casa Nova ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,268$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,379$; $p = 0,002$), Contendas do Sincorá ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,231$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,399$; $p < 0,001$) e Cuité ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,187$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,267$; $p < 0,001$). Assim como o nicho espacial, o nicho trófico dos lagartos de Palmas de Monte Alto também não diferiu do esperado pelo acaso ($\bar{x}\phi_{\text{Eobservada}} = 0,402$; $\bar{x}\phi_{\text{Esimulada}} = 0,369$; $p = 0,813$).

A pPCA revelou maior influência filogenética do que ecológica sobre o nicho trófico das espécies presentes nas comunidades de Casa Nova, Contendas do Sincorá e Palmas de Monte Alto (Figura 10). Por outro lado, fatores ecológicos exerceram maior influência no nicho trófico de Cuité (Figura 10).

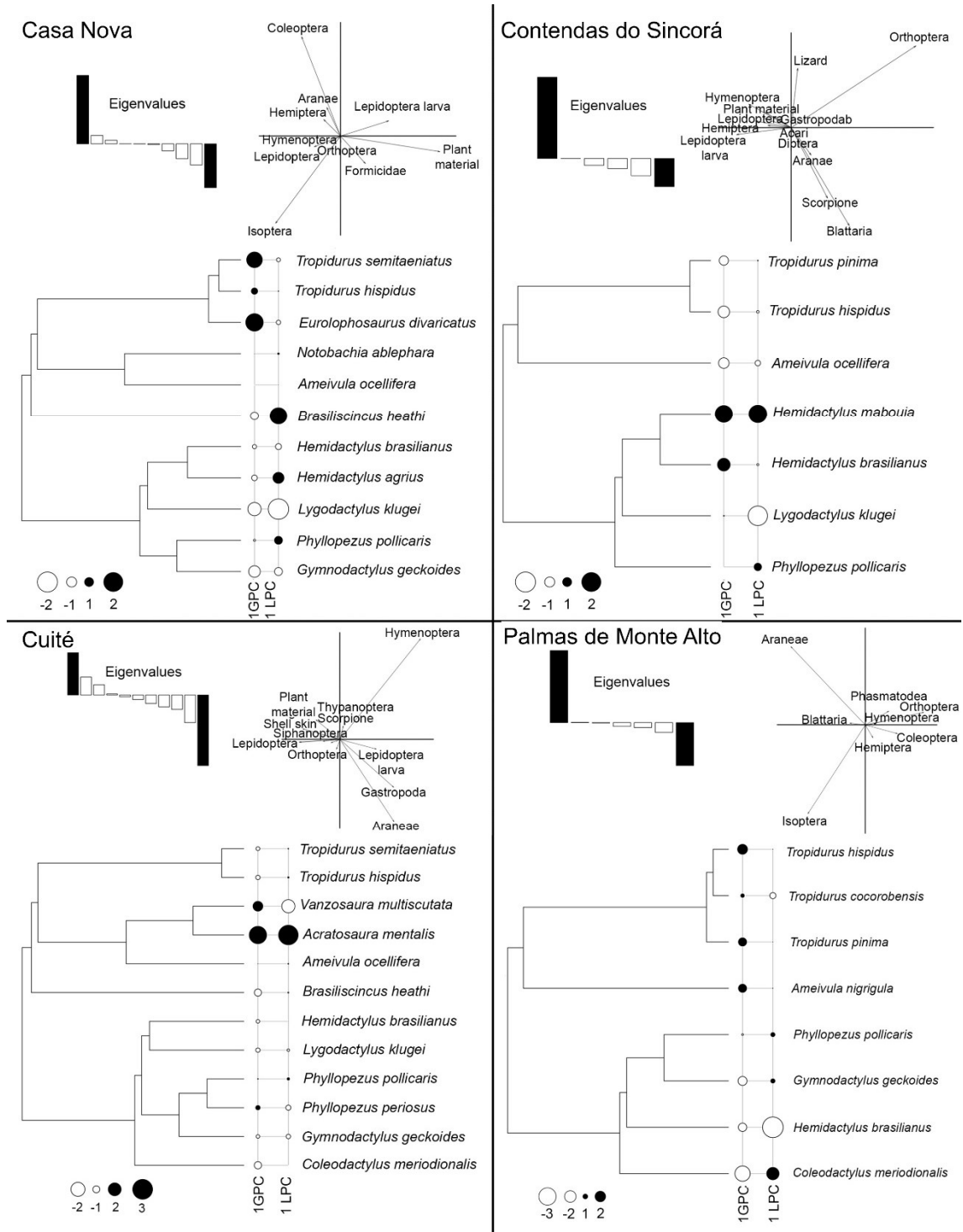


Figura 9 – Análise filogenética de componentes principais para a dieta dos lagartos de quatro comunidades na Caatinga semiárida neotropical. O painel da esquerda mostra árvores construídas com a composição de espécies de cada comunidade. GPC e LPC indicam o primeiro componente global (histórico; círculos pretos) e local (ecológico; círculos brancos), respectivamente. O tamanho dos círculos é proporcional ao comprimento dos eixos (eigenvalues).

DISCUSSÃO

Aproximadamente 53% das espécies de lagartos do Nordeste brasileiro conhecidas por habitar áreas de vegetação típica de Caatinga (Capítulo 1) foram encontradas no presente estudo. As espécies mais abundantes foram comuns nas quatro comunidades estudadas e correspondem a quatro das cinco espécies com maior distribuição na Caatinga (Capítulo 1). Essas quatro espécies ou são generalistas no uso do microhabitat (*T. hispidus* e *A. pyrrhogularis*) ou utilizam microhábitats muito abundantes (*P. pollicaris* e *T. semitaeniatus*). Exceto em Palmas de Monte Alto, as comunidades estudadas apresentaram cerca de 60% de dissimilaridade na sua composição. Curiosamente, a comunidade de Palmas de Monte Alto apresentou composição de espécies mais similar com a comunidade mais distante (Cuité; 63% dissimilar; aproximadamente 1170 Km em linha reta) do que com a comunidade mais próxima (Contendas do Sincorá; 71% dissimilar; 240 Km). As comunidades mais dissimilares foram Palmas de Monte Alto e Casa Nova (79%; 620 Km). Essas duas comunidades estão localizadas em margens contrárias do rio São Francisco, o qual representa um importante fator histórico estruturador da diversidade beta dos lagartos em escala regional (Recoder e Rodrigues, 2020; Capítulo 1). Além disso, a ocorrência de espécies endêmicas em Casa Nova, devido à presença de espécies típicas das Dunas do rio São Francisco, como os gimnoftalmídeos *Calyptommatius leiolepis* e *Procellosaurinus tetradactylus* e o tropidurídeo *Eurolophosaurus divaricatus* (Rodrigues, 1996; Recoder e Rodrigues, 2020), favoreceram tal dissimilaridade.

Apesar da largura de nicho espacial das espécies amostradas ter variado entre as áreas, os lagartos mantiveram seus hábitats preferenciais, o que sugere forte conservação filogenética de nicho em pelo menos alguns grupos, como previamente demonstrado em alguns teiídeos e tropidurídeos (Vitt et al., 2000; Gonçalves-Sousa et al., 2019). Tropidurídeos geralmente são generalistas no uso do recurso alimentar (Rocha e Siqueira, 2008; Alcantara et al., 2018; Gonçalves-Sousa et al., 2019). Entretanto, *T. hispidus* de Cuité, *E. divaricatus* e *T. semitaeniatus* de Casa Nova apresentaram baixa largura de nicho trófico (baseada no volume das presas), mas foram fortemente influenciados pelo alto consumo de material vegetal. No Brasil, onivoria no gênero *Tropidurus* foi registrado em *T. hispidus*, *T. jaguaribanus* e *T.*

semitaeniatus em habitats de Caatinga (Vitt, 1995; Ribeiro e Freire, 2011; Alcantara et al., 2018; Gonçalves-Sousa et al., 2019); *T. hispidus* e *T. montanus* em área de Campos Rupestres (Van Sluys et al., 2004); *T. torquatus*, *T. itambere*, *T. oreadicus* e *T. spinulosus* em áreas de Cerrado (Colli et al., 1992; Faria e Araujo, 2004; Werneck et al., 2009); *T. oreadicus* em habitats ferruginosos de Canga (Rocha e Siqueira, 2008); *T. torquatus* e *T. hygomi* em zonas costeiras (Siqueira et al., 2010) e em ilhas (Rocha et al., 2002; Carvalho et al., 2007). Embora lagartos onívoros evitem o consumo de folhas devido à presença de sais (Sokol, 1967) e componentes de difícil digestão (celulose e hemicelulose) ou até indigeríveis (lignina; Zimmerman e Tracy, 1989), o consumo de plantas pode representar uma importante fonte de nutrientes e água, sobretudo na estação seca, quando a disponibilidade de artrópodes é menor (Pinheiro et al., 2002; McCluney e Sabo, 2009; McCluney et al., 2012). Além disso, o consumo de plantas pode facilitar a eliminação de parasitas intestinais e ajudar na digestão de exoesqueletos (Evans e Lampo, 1996).

Detectamos padrões não-aleatórios de sobreposição maiores e menores que o esperado pelo acaso no uso do microhabitat (nicho espacial) em Cuité e Casa Nova, respectivamente. A ausência de padrões de sobreposição não-aleatórios em Contendas do Sincorá e Palmas de Monte Alto sugere que os microhabitats não são limitantes e que a competição não atua de forma determinante sobre a estrutura espacial destas comunidades. A alta sobreposição de nicho espacial detectada em Cuité sugere competição atual intensa pelos microhabitats disponíveis ou que os microhabitats são abundantes (Schoener, 1983; Glasser e Price, 1988). Estudos com comunidades de lagartos que também avaliem a heterogeneidade dos habitats são necessários para avaliar se comunidades de lagartos com valores médios de sobreposição de nicho não-aleatórios e maiores que o esperado ao acaso refletem intensa competição atual ou abundância de microhabitats. Ao contrário de nossas expectativas, encontramos particionamento de nicho espacial somente em Casa Nova. Particionamento em alguma dimensão do nicho é tradicionalmente considerado evidência de competição ocorrida no passado (Schoener, 1974; Connell, 1980; Rabosky et al., 2011), mas também pode ser o resultado de diferenças filogenéticas pré-existentes durante a montagem da comunidade (Brooks e McLennan, 1993; Losos, 1996; Goodman et al., 2008). A presença de várias espécies com severas adaptações aos habitats arenosos das dunas paleoquaternárias do Rio São Francisco

sugere que este particionamento espacial possui origem histórica, com a morfologia dos lagartos representando um fator determinante para o particionamento do nicho espacial dos lagartos desta localidade (Goodman et al., 2008; Mesquita et al., 2016). Apesar do particionamento do nicho espacial ser um padrão comum em comunidades de lagartos (e. g. desertos africanos (Pianka, 1973; Luiselli, 2008a), australianos (Pianka, 1973)), tendo sido observado também em outras áreas de Caatinga (Vitt, 1995; Gonçalves-Sousa et al., 2019), isso não foi detectado em três das comunidades analisadas, similar ao encontrado em habitats de Cerrado (Gainsbury e Colli, 2003; Mesquita, Daniel O *et al.*, 2006; Mesquita, Daniel O. *et al.*, 2006).

Particionamento em alguma dimensão do nicho é tradicionalmente considerado evidência de competição ocorrida no passado (Schoener, 1974; Connell, 1980; Schoener, 1983), mas também pode ser o resultado de diferenças filogenéticas pré-existentes durante a montagem da comunidade (Brooks e McLennan, 1993; Losos, 1996). Dessa forma, espécies funcionalmente muito similares teriam sido excluídas por competição no passado caso a menos apta não tenha segregado em pelo menos uma dimensão do nicho (Connell, 1980; Chesson, 2000; HilleRisLambers et al., 2012). Em todo caso, a competição não atua isoladamente, mas sim em conjunto com fatores históricos e abióticos (como temperatura, cobertura arbórea e disponibilidade hídrica) na condução da montagem e estrutura das comunidades (HilleRisLambers et al., 2012). Estes resultados corroboram a superdispersão da distribuição dos traços funcionais e filogenias encontrada nos lagartos da Caatinga (Capítulo 1).

Assim como no nicho espacial, a sobreposição de nicho trófico também não diferiu do esperado ao acaso em Palmas de Monte Alto. Este resultado sustenta que a competição não representa um fator determinante para a estrutura desta comunidade. Além disso, a ausência de particionamento no nicho espacial e trófico pode ser reflexo de maior disponibilidade e menor flutuação dos recursos, sustentados pela maior disponibilidade hídrica do setor da Caatinga ao sul do rio São Francisco (Velloso et al., 2002; de Andrade et al., 2017). Em análise global, apenas 20% das comunidades de lagartos testadas apresentaram particionamento no nicho trófico (Luiselli, 2008b). Ao contrário, estudos em comunidades de lagartos neotropicais têm consistentemente encontrado particionamento nesta dimensão do nicho (e. g. Vitt,

1995; Vitt e Zani, 1996; Vitt et al., 1999; Werneck et al., 2009; Gonçalves-Sousa et al., 2019).

Possíveis efeitos negativos oriundos de interações competitivas numa dimensão do nicho podem ser contrabalanceados pelo particionamento em outra (complementaridade de nicho; Schoener, 1974; Huey, 1979). O particionamento de nicho trófico associado com a ausência de particionamento espacial em Contendas do Sincorá e Cuité sugere a ocorrência de complementaridade de nicho entre as espécies presentes. Além disso, também parece ocorrer expansão de nicho nestas comunidades (Pianka, 2011). Em Cuité, os lagartos aparentam ter ingerido presas fora de suas preferências alimentares, mas abundantes nos microhabitats utilizados, o que é consistente quando considerado maior número de categorias de presas (27) ingeridas pelos lagartos desta comunidade. Contendas do Sincorá foi a comunidade mais pobre em espécies e a ausência de particionamento espacial sugere que os lagartos possam estar expandindo a largura de nicho espacial para utilizar microhabitats vagos (Pianka, 2011; Capítulo 1). Ambas complementaridade e expansão de nicho estão intimamente relacionadas com a competição interespecífica, atuando em sentidos opostos, mas não mutuamente exclusivas. Expansão na largura de nicho aumenta os níveis de sobreposição de uso dos recursos enquanto que a complementaridade diminui a sobreposição de uma dimensão do nicho que seja altamente sobreposta numa outra, assim possibilitando a coexistência das espécies (Schoener, 1974; Huey, 1979; Pianka, 2011).

Resultados obtidos através de amostragem das comunidades nos ambientes naturais refletem consequências atuais da interação dos efeitos históricos e ecológicos que conduziram às diferenças ecológicas entre as espécies (Vitt et al., 1999). Efeitos filogenéticos foram predominantemente os principais determinantes pelo uso dos recursos nas comunidades estudadas. Esta estrutura histórica indica forte inércia filogenética na conservação dos traços funcionais dos lagartos da Caatinga. Reconhecidamente, fatores históricos exercem maior influência sobre comunidades de lagartos filogeneticamente mais diversas (Vitt et al., 1999; Vitt et al., 2003). Estes resultados são corroborados pela presença de sinal filogenético em 88% (7 de 8) dos traços funcionais e pela superdispersão filogenética e funcional das comunidades de lagartos da Caatinga (Capítulo 1). Por fim, a morfologia, a fisiologia e o modo de forrageamento dos lagartos são potenciais determinantes pelos níveis

de competição e padrões de coexistência dos lagartos da Caatinga (Vitt et al., 2003; Vitt e Pianka, 2005; Goodman et al., 2008).

Agradecimentos – Agradecemos a Cristiane Ferreira, Herivelto Oliveira e Yanne Lima pela ajuda prestada durante as coletas dos espécimes. Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) – Código de financiamento 001. Agradecemos a CAPES pela bolsa de doutorado concedida a JGGS (processo 1595363; 88882.454298/2019-01). A Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de mestrado concedida a LAC (processo 04665859345). Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) pela bolsa de pesquisador concedida a DOM (306541/2017-3) e a RWA (processo 303622/2015-66; 305988/2018-2). Ao Instituto do Meio Ambiente e Recursos Hídricos do estado da Bahia pela autorização para coleta no Parque Estadual da Serra dos Montes Altos. Os espécimes foram coletados sob permissão do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade-ICMBio 29613-1 e seguindo as normas do Comitê de Ética em Pesquisa da Universidade Regional do Cariri (00260/2016.1).

REFERÊNCIAS

ALCANTARA, E. P. et al. Ecology and parasitism of the lizard *Tropidurus jaguaribanus* (Squamata: Tropiduridae) from northeastern Brazil. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 17, n. 2, p. 195-210, 2018.

BROOKS, D. R.; MCLENNAN, D. A. Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In: (Ed.). **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 1993. p.267-280.

CARVALHO, A. L. G. et al. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied)(Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, n. 1, p. 222-227, 2007.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

COLLI, G. R. et al. Niche partitioning and morphology of two syntopic *Tropidurus* (Sauria: Tropiduridae) in Mato Grosso, Brazil. **Journal of Herpetology**, p. 66-69, 1992.

COLWELL, R. K.; FUTUYMA, D. J. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology**, v. 52, n. 4, p. 567-576, 1971.

CONNELL, J. H. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, p. 131-138, 1980.

DA SILVA, J. M. C. et al. The Caatinga: understanding the challenges. In: SILVA, J. M. C. D.; LEAL, I. R., et al (Ed.). **Caatinga**: Springer, 2017. p.3-19.

DE ANDRADE, E. M. et al. Water as capital and its uses in the Caatinga. In: DA SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R., et al (Ed.). **Caatinga**. Cham: Springer, 2017. p.281-302.

DE QUEIROZ, L. P. et al. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, J. M. C. D.; LEAL, I. R., et al (Ed.). **Caatinga**: Springer, 2017. p.23-63.

EVANS, M.; LAMPO, M. Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 1, p. 73-76, 1996.

FARIA, R.; ARAUJO, A. Sintopy of two *Tropidurus* lizard species (Squamata: Tropiduridae) in a rocky cerrado habitat in central Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 4, p. 775-786, 2004.

GAINSBURY, A. M.; COLLI, G. R. Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. **Biotropica**, v. 35, n. 4, p. 503-519, 2003.

GLASSER, J. W.; PRICE, H. J. Evaluating expectations deduced from explicit hypotheses about mechanisms of competition. **Oikos**, p. 57-70, 1988.

GONÇALVES-SOUSA, J. G. et al. Diversidade e estrutura filogenética e funcional de comunidades de lagartos ao longo de gradientes de aridez em ambientes de Caatinga. **Tese de Doutorado, capítulo 1**. Universidade Federal do Ceará.

GONÇALVES-SOUSA, J. G.; MESQUITA, D. O.; ÁVILA, R. W. Structure of a Lizard Assemblage in a Semiarid Habitat of the Brazilian Caatinga. **Herpetologica**, v. 75, n. 4, 2019.

GOODMAN, B. A.; MILES, D. B.; SCHWARZKOPF, L. Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 3462-3471, 2008.

GOTELLI, N.; HART, E.; ELLISON, A. EcoSimR: Null model analysis for ecological data. **R Package Version 0.1.0**. Available at github.com/gotellilab/EcoSimR. Accessed August, v. 29, p. 2017, 2015.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. Niche overlap. In: GOTELLI, N. J. e GRAVES, G. R. (Ed.). **Null models in ecology**. USA: Smithsonian Institution Press, 1996.

HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, n. 1, p. 227-248, 2012.

HUEY, R. B. Parapatry and niche complementarity of Peruvian desert geckos (*Phyllodactylus*): the ambiguous role of competition. **Oecologia**, v. 38, n. 3, p. 249-259, 1979.

JOMBART, T.; DRAY, S. Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. **Bioinformatics**, v. 26, p. 1907-1909, 2013.

JOMBART, T. et al. Putting phylogeny into the analysis of biological traits: a methodological approach. **Journal of Theoretical Biology**, v. 264, n. 3, p. 693-701, 2010.

LEVINE, J. M.; HILLERISLAMBERS, J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. **Nature**, v. 461, n. 7261, p. 254, 2009.

LOSOS, J. B. Phylogenetic perspectives on community ecology. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1344-1354, 1996.

LUISELLI, L. Community ecology of African reptiles: historical perspective and a meta-analysis using null models. **African Journal of Ecology**, v. 46, n. 3, p. 384-394, 2008a.

_____. Do lizard communities partition the trophic niche? A worldwide meta-analysis using null models. **Oikos**, v. 117, n. 3, p. 321-330, 2008b.

MCCLUNEY, K. E. et al. Shifting species interactions in terrestrial dryland ecosystems under altered water availability and climate change. **Biological Reviews**, v. 87, n. 3, p. 563-582, 2012.

MCCLUNEY, K. E.; SABO, J. L. Water availability directly determines per capita consumption at two trophic levels. **Ecology**, v. 90, n. 6, p. 1463-1469, 2009.

MESQUITA, D. O. et al. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. **Copeia**, v. 2006, n. 3, p. 460-471, 2006.

MESQUITA, D. O.; COLLI, G. R.; VITT, L. J. Ecological release in lizard assemblages of neotropical savannas. **Oecologia**, v. 153, n. 1, p. 185-195, 2007.

MESQUITA, D. O.; COSTA, G. C.; COLLI, G. R. Ecology of an Amazonian savanna lizard assemblage in Monte Alegre, Pará state, Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 1, n. 1, p. 61-71, 2006.

MESQUITA, D. O. et al. Life-history patterns of lizards of the world. **The American Naturalist**, v. 187, n. 6, p. 689-705, 2016.

OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package. **R package version 2.5-2**. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> (accessed 10 November 2018). 2018.

PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 4, n. 1, p. 53-74, 1973.

_____. Biodiversity and community stability. In: PIANKA, E. R. (Ed.). **Evolutionary ecology**. USA: Ebook, v.7, 2011. cap. 18, p.388-412.

PIANKA, E. R. et al. Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. **The American Naturalist**, v. 190, n. 5, p. 601-616, 2017.

PINHEIRO, F. et al. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. **Austral Ecology**, v. 27, n. 2, p. 132-136, 2002.

RABOSKY, D. L. et al. Species interactions mediate phylogenetic community structure in a hyperdiverse lizard assemblage from arid Australia. **The American Naturalist**, v. 178, n. 5, p. 579-595, 2011.

RCORETEAM. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.6.1. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. 2019.

RECODER, R. S.; RODRIGUES, M. T. Diversification Processes in Lizards and Snakes from the Middle São Francisco River Dune Region, Brazil. In: VALLENTÍ, R. e CARNAVAL, A. C. (Ed.). **Neotropical Diversification: Patterns and Processes**: Springer, 2020. p.713-740.

RIBEIRO, L. B.; FREIRE, E. M. J. I. S. Z. Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. **Iheringia**, v. 101, n. 3, p. 225-232, 2011.

ROCHA, C. et al. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos Archipelago: species list and ecological aspects. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n. 2, p. 285-291, 2002.

ROCHA, C.; SIQUEIRA, C. Feeding ecology of the lizard *Tropidurus oreadicus* Rodrigues 1987 (Tropiduridae) at Serra dos Carajás, Pará state, northern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 1, p. 109-113, 2008.

RODRIGUES, M. T. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 4, p. 513-523, 1996.

SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, v. 185, n. 4145, p. 27-39, 1974.

SCHOENER, T. W. Field experiments on interspecific competition. **The american naturalist**, v. 122, n. 2, p. 240-285, 1983.

SIQUEIRA, C. D. C. et al. Plant consumption in coastal populations of the lizard *Tropidurus torquatus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae): how do herbivory rates vary along their geographic range? **Journal of Natural History**, v. 45, n. 3-4, p. 171-182, 2010.

SOKOL, O. M. Herbivory in lizards. **Evolution**. v. 21, n. 1, p. 192-194, 1967.

SUDENE. Superintendência do desenvolvimento do Nordeste. **Nova delimitação Semiárido**. Available at

http://www.sudene.gov.br/images/arquivos/semiarido/arquivos/Rela%C3%A7%C3%A3o_de_Munic%C3%ADpios_Semi%C3%A1rido.pdf (accessed 25 March 2020). 2018.

VAN SLUYS, M. et al. Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 38, n. 4, p. 606-611, 2004.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões propostas para o Bioma Caatinga**. Associação Plantas do Nordeste; Instituto de Conservação Ambiental. 1ed. 2002. 76.

VIEIRA, R. et al. Identifying areas susceptible to desertification in the Brazilian northeast. **Solid Earth**, v. 6, n. 1, p. 347-360, 2015.

VITT, L. J. **The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil**. Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, 1995.

VITT, L. J.; PIANKA, E. R. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 22, p. 7877-7881, 2005.

VITT, L. J. et al. History and the global ecology of squamate reptiles. **The American Naturalist**, v. 162, n. 1, p. 44-60, 2003.

VITT, L. J. et al. Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. **Oecologia**, v. 122, n. 3, p. 410-420, 2000.

VITT, L. J.; ZANI, P. A. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. **Canadian Journal of Zoology**, v. 74, n. 7, p. 1313-1335, 1996.

VITT, L. J.; ZANI, P. A.; ESPÓSITO, M. C. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. **Oikos**, v. 87, p. 286-294, 1999.

WERNECK, F. P.; COLLI, G. R.; VITT, L. J. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. **Austral Ecology**, v. 34, n. 1, p. 97-115, 2009.

WINEMILLER, K. O.; PIANKA, E. R. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecological Monographs**, v. 60, p. 27-55, 1990.

ZHANG, J.; DING, Q.; HUANG, J. spaa: Species association analysis. **R package version 0.2**, v. 1, 2013.

ZIMMERMAN, L. C.; TRACY, C. R. J. P. Z. Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. **Physiological Zoology**. v. 62, n. 2, p. 374-409, 1989.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O rio São Francisco atua como um fator histórico estruturador das comunidades de lagartos da Caatinga, limitando a dispersão de 47% das espécies amostradas, o que sugere alta complementaridade beta em escala regional.

As comunidades de cada margem do rSF responderam de maneira distinta aos diferentes gradientes ambientais testados. Ao norte do rSF, área mais severa do semiárido brasileiro, a temperatura e a cobertura arbórea foram os principais preditores pela composição e riqueza de espécies, e pelo turnover filogenético e funcional. Ao sul do rSF, a temperatura associada com a humidade e densidade de drenagem desempenhou um papel importante sobre a riqueza e turnover funcional, mas as variáveis relacionadas a água foram as principais preditoras pela superdispersão dos traços e filogenias. Além disso, o turnover taxonômico, filogenético e funcional encontrado em ambas as margens demonstra que existe complementaridade biótica também em escala local.

Os lagartos da Caatinga apresentaram sinal filogenético nos traços funcionais e as comunidades de lagartos apresentaram superdispersão filogenética e funcional. À luz do que é conhecido, parece plausível inferir que a competição potencializada pela aridez em escala local conduzem a estrutura das comunidades de lagartos da Caatinga na região semiárida brasileira.

Detectamos particionamento no nicho trófico dos lagartos de Casa Nova, Contendas do Sincorá e Cuité, sugerindo que a competição no passado foi determinante pela montagem dessas comunidades. Os padrões de sobreposição espacial e trófico aleatórios em Palmas de Monte Alto apontam que a competição não representa um fator determinante pela estrutura desta comunidade. Apesar dos diferentes padrões de sobreposição de nicho encontrados nas quatro comunidades estudadas, efeitos filogenéticos foram predominantemente os principais determinantes pelo uso dos recursos nas comunidades estudadas.

REFERÊNCIAS

- ALCANTARA, E. P. et al. Ecology and parasitism of the lizard *Tropidurus jaguaribanus* (Squamata: Tropiduridae) from northeastern Brazil. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, São Paulo, v. 17, n. 2, p. 195-210, 2018.
- ALIAGA-SAMANEZ, A. et al. Modelling species distributions limited by geographical barriers: A case study with African and American primates. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 29, n. 3, p. 444-453, 2020.
- ARZABE, C. et al. Herpetofauna da área de Curimataú, Paraíba. **Análise das variações da biodiversidade do Bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005, p. 264-280.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND JR, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, Lancaster, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.
- BOTTA-DUKÁT, Z. Cautionary note on calculating standardized effect size (SES) in randomization test. **Community Ecology**, Budapest, v. 19, n. 1, p. 77-83, 2018.
- BROOKS, D. R.; MCLENNAN, D. A. Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. *In*: (Ed.). **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. University of Chicago Press, Chicago, USA, 1993. p.267-280.
- BUCKLEY, L. B.; HURLBERT, A. H.; JETZ, W. Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 21, n. 9, p. 873-885, 2012.
- BUCKLEY, L. B.; JETZ, W. Lizard community structure along environmental gradients. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 79, n. 2, p. 358-365, 2010.
- CAETANO, G. H. et al. Time of activity is a better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. **Oikos**, Copenhagen, v. n/a, 2020.
- CALDAS, F. L. S. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga V: Seridó Ecological Station (Rio Grande do Norte, Brazil). **Check List**, São Paulo, v. 12, n. 4, p. 1929, 2016.
- CAROTHERS, J. H.; JAKSIC, F. M.; MARQUET, P. A. A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago, v. 69, n. 1, p. 301-307, 1996.
- CARVALHO, A. L. G. et al. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied)(Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation

in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 24, n. 1, p. 222-227, 2007.

CAVALCANTI, L. B. Q. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park, Piauí, Brazil. **Check List**, São Paulo, v. 10, n. 1, p. 18-27, 2014.

CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology letters**, Oxford, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.

CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. **Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences**, London, v. 366, n. 1576, p. 2351-2363, 2011.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Carnegie Institution of Washington, Washington, 1916.

COLLI, G. R. et al. Niche partitioning and morphology of two syntopic *Tropidurus* (Sauria: Tropiduridae) in Mato Grosso, Brazil. **Journal of Herpetology**, St. Louis, p. 66-69, 1992.

COLWELL, R. K.; FUTUYMA, D. J. On the measurement of niche breadth and overlap. **Ecology**, Washington, v. 52, n. 4, p. 567-576, 1971.

CONNELL, J. H. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, Copenhagen, p. 131-138, 1980.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, Washington, v. 60, n. 6, p. 1132-1140, 1979.

DA SILVA, J. M. C. et al. The Caatinga: understanding the challenges. *In*: SILVA, J. M. C. D.; LEAL, I. R., *et al* (Ed.). **Caatinga**. Cham: Springer, 2017. p.3-19.

DA SILVA, J. M. C.; BARBOSA, L. C. F. Impact of human activities on the Caatinga. *In*: DE ANDRADE, E. M.; DO NASCIMENTO AQUINO, D., *et al* (Ed.). **Caatinga**. Cham: Springer, v.1, 2017. p.359-368.

DE ANDRADE, E. M. et al. Water as capital and its uses in the Caatinga. *In*: DA SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R., *et al* (Ed.). **Caatinga**. Cham: Springer, 2017. p.281-302.

DE FRAGA, R. et al. Different environmental gradients affect different measures of snake β -diversity in the Amazon rainforests. **PeerJ**, Corte Madera, v. 6, n. 1, p. e5628, 2018.

DE FRAGA, R.; LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E. Mesoscale spatial ecology of a tropical snake assemblage: the width of riparian corridors in central Amazonia. **The Herpetological Journal**, London, v. 21, n. 1, p. 51-57, 2011.

DE QUEIROZ, L. P. et al. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. *In*: SILVA, J. M. C. D.; LEAL, I. R., *et al* (Ed.). **Caatinga**. Cham: Springer, 2017. p.23-63.

DEUTSCH, C. A. et al. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 105, n. 18, p. 6668-6672, 2008.

Diamond, J. M. Assembly of species communities. *In*: Cody, M. L.; Diamond, J. M. **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge, 1975. P. 342–444.

DIAS-TERCEIRO, R. G. et al. A matter of scale: historical and environmental factors structure anuran assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. **Biotropica**, Washington, v. 47, n. 2, p. 259-266, 2015.

DORNELAS, M. et al. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. **Science**, New York, v. 344, n. 6181, p. 296-299, 2014.

EVANS, M.; LAMPO, M. Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. **Journal of Herpetology**, St. Louis, v. 30, n. 1, p. 73-76, 1996.

FARIA, R.; ARAUJO, A. Sintopy of two *Tropidurus* lizard species (Squamata: Tropiduridae) in a rocky cerrado habitat in central Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 64, n. 4, p. 775-786, 2004.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, Chichester, v. 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017.

GAINSBURY, A. M.; COLLI, G. R. Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. **Biotropica**, Washington, v. 35, n. 4, p. 503-519, 2003.

GARDA, A. A. et al. Herpetofauna of protected areas in the caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). **Check List**, São Paulo, v. 9, n. 2, p. 405-414, 2013.

GLASSER, J. W.; PRICE, H. J. Evaluating expectations deduced from explicit hypotheses about mechanisms of competition. **Oikos**, Copenhagen, p. 57-70, 1988.

GLEASON, H. A. The structure and development of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, Lawrence, v. 44, n. 10, p. 463-481, 1917.

_____. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, Lawrence, p. 7-26, 1926.

GONÇALVES-SOUSA, J. G. et al. Diversidade e estrutura filogenética e funcional de comunidades de lagartos ao longo de gradientes de aridez em ambientes de Caatinga. **Tese de Doutorado, capítulo 1**. Universidade Federal do Ceará. 2020.

GONÇALVES-SOUSA, J. G.; MESQUITA, D. O.; ÁVILA, R. W. Structure of a Lizard Assemblage in a Semiarid Habitat of the Brazilian Caatinga. **Herpetologica**, Austin, v. 75, n. 4, 2019.

GOODMAN, B. A.; MILES, D. B.; SCHWARZKOPF, L. Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. **Ecology**, Washington, v. 89, n. 12, p. 3462-3471, 2008.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. Niche overlap. *In*: GOTELLI, N. J. e GRAVES, G. R. (Ed.). **Null models in ecology**. USA: Smithsonian Institution Press, 1996.

GOTELLI, N.; HART, E.; ELLISON, A. EcoSimR: Null model analysis for ecological data. **R Package Version 0.1.0**. Available at github.com/gotellilab/EcoSimR. Accessed August, v. 29, p. 2017, 2015.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. **Biological reviews**, London, v. 87, n. 1, p. 111-127, 2012.

GÖTZENBERGER, L. et al. Which randomizations detect convergence and divergence in trait-based community assembly? A test of commonly used null models. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 6, p. 1275-1287, 2016.

HARCOURT, A. H.; WOOD, M. A. Rivers as barriers to primate distributions in Africa. **International Journal of Primatology**, New York, v. 33, n. 1, p. 168-183, 2012.

HAYES, F. E.; SEWLAL, J. A. N. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 31, n. 11, p. 1809-1818, 2004.

HIJMANS, R. J. et al. Raster: geographic data analysis and modeling. **R-package version 2.3-40**. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=raster> (accessed 29 April 2019). 2015.

HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 43, n. 1, p. 227-248, 2012.

HUEY, R. B. Parapatry and niche complementarity of Peruvian desert geckos (*Phyllodactylus*): the ambiguous role of competition. **Oecologia**, Berlin, v. 38, n. 3, p. 249-259, 1979.

HUEY, R. B. et al. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, Edinburgh, v. 276, n. 1664, p. 1939-1948, 2009.

HUTCHINSON, G. The multivariate niche. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, New York, v. 22, p. 415-421, 1957.

IGBP. **Science Plan and Implementation Strategy**. IGBP Report No. 55. Stockholm: IGBP Secretariat,. 2006. p.76.

JOMBART, T. et al. Putting phylogeny into the analysis of biological traits: a methodological approach. **Journal of Theoretical Biology**, Amsterdam, v. 264, n. 3, p. 693-701, 2010.

JOMBART, T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. **Bioinformatics**, Oxford, v. 24, n. 11, p. 1403-1405, 2008.

JOMBART, T.; COLLINS, C. A tutorial for discriminant analysis of principal components (DAPC) using adegenet 2.0. 0. **Imperial College London-MRC Centre for Outbreak Analysis and Modelling**, London, v. 43, n. 1, p. 1-43, 2015.

JOMBART, T.; DRAY, S. Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. **Bioinformatics**, Oxford, v. 26, p. 1907-1909, 2013.

KEDDY, P. A.; WEIHER, E. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, Oxford, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

KRAFT, N. J. et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **The American Naturalist**, Chicago, v. 170, n. 2, p. 271-283, 2007.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, Washington, v. 91, n. 1, p. 299-305, 2010.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B. 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. **R package version 1.0-12**. [s.l.], Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.html> (Accessed in 29 April 2019). 2014.

LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio**, Dordrecht, v. 80, n. 2, p. 107-138, 1989.

LETTEN, A. D.; KE, P. J.; FUKAMI, T. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. **Ecological Monographs**, Durham, v. 87, n. 2, p. 161-177, 2017.

LEVINE, J. M.; HILLERISLAMBERS, J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. **Nature**, Basingstoke, v. 461, n. 7261, p. 254, 2009.

LOSOS, J. B. Phylogenetic perspectives on community ecology. **Ecology**, Washington, v. 77, n. 5, p. 1344-1354, 1996.

LUISELLI, L. Community ecology of African reptiles: historical perspective and a meta-analysis using null models. **African Journal of Ecology**, Oxford, v. 46, n. 3, p. 384-394, 2008a.

_____. Do lizard communities partition the trophic niche? A worldwide meta-analysis using null models. **Oikos**, Copenhagen, v. 117, n. 3, p. 321-330, 2008b.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell Science Ltd.: John Wiley & Sons, 2004. 256.

MASON, N. W. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 24, n. 5, p. 794-806, 2013.

MASON, N. W. et al. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. **Oecologia**, Berlin, v. 153, n. 2, p. 441-452, 2007.

MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. J. E. L. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, Oxford, v. 13, n. 9, p. 1085-1093, 2010.

MCCLUNEY, K. E. et al. Shifting species interactions in terrestrial dryland ecosystems under altered water availability and climate change. **Biological Reviews**, London, v. 87, n. 3, p. 563-582, 2012.

MCCLUNEY, K. E.; SABO, J. L. Water availability directly determines per capita consumption at two trophic levels. **Ecology**, Washington, v. 90, n. 6, p. 1463-1469, 2009.

MENEZES, B. S.; MARTINS, F. R.; ARAÚJO, F. S. Montagem de comunidades: conceitos, domínio e estrutura teórica. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, v. 60455, p. 970, 2016.

MESQUITA, D. O. et al. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. **Copeia**, New York, v. 2006, n. 3, p. 460-471, 2006.

MESQUITA, D. O. et al. Life-history patterns of lizards of the world. **The American Naturalist**, Chicago, v. 187, n. 6, p. 689-705, 2016.

MESQUITA, D. O.; COLLI, G. R.; VITT, L. J. Ecological release in lizard assemblages of neotropical savannas. **Oecologia**, Berlin, v. 153, n. 1, p. 185-195, 2007.

MESQUITA, D. O.; COSTA, G. C.; COLLI, G. R. Ecology of an Amazonian savanna lizard assemblage in Monte Alegre, Pará state, Brazil. **South American Journal of Herpetology**, São Paulo, v. 1, n. 1, p. 61-71, 2006.

MEYNARD, C. N. et al. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 20, n. 6, p. 893-903, 2011.

MOLINA, C.; STONE, L. Difficulties in benchmarking ecological null models: an assessment of current methods. **Ecology**, Washington, v. 101, n. 3, p. e02945, 2020.

MORAES, L. J. et al. The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 43, n. 11, p. 2113-2124, 2016.

MORAN, P. A. J. B. Notes on continuous stochastic phenomena. **Biometrika**, Oxford, v. 37, n. 1/2, p. 17-23, 1950.

MOURA, M. R. et al. Environmental constraints on the compositional and phylogenetic beta-diversity of tropical forest snake assemblages. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 86, n. 5, p. 1192-1204, 2017.

MÜNKEMÜLLER, T. et al. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 2020, p. 1-18, 2020.

NASCIMENTO, F. F. D. et al. Colonization process of the Brazilian common vesper mouse, *Calomys expulsus* (Cricetidae, Sigmodontinae): a biogeographic hypothesis. **Journal of Heredity**, Cary, v. 102, n. 3, p. 260-268, 2011.

OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package. **R package version 2.5-2**. [s.l.], Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> (accessed 10 November 2018). 2018.

OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, A. J. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific reports**, London, v. 7, n. 1, p. 1-11, 2017.

PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, Oxford, v. 20, n. 2, p. 289-290, 2004.

PASSOS, D. C.; MESQUITA, P. C. M. D.; BORGES-NOJOSA, D. M. Diversity and seasonal dynamic of a lizard assemblage in a Neotropical semiarid habitat. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Amsterdam, v. 51, n. 1, p. 19-28, 2016.

PEDROSA, I. M. M. D. C. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 14, n. 4, 2014.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, Oxford, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.

PIANKA, E. R. et al. Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. **The American Naturalist**, Chicago, v. 190, n. 5, p. 601-616, 2017.

PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 4, n. 1, p. 53-74, 1973.

_____. Biodiversity and community stability. In: PIANKA, E. R. (Ed.). **Evolutionary ecology**. USA: Ebook, v.7, 2011. cap. 18, p.388-412.

PIANKA, E. R.; VITT, L. J. **Lizards: windows to the evolution of diversity**. Oakland: University of California Press, 2003. 369.

PINHEIRO, F. et al. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. **Austral Ecology**, Melbourne, v. 27, n. 2, p. 132-136, 2002.

PODANI, J.; SCHMERA, D. On dendrogram-based measures of functional diversity. **Oikos**, Copenhagen, v. 115, n. 1, p. 179-185, 2006.

POWNEY, G. et al. Hot, dry and different: Australian lizard richness is unlike that of mammals, amphibians and birds. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 19, n. 3, p. 386-396, 2010.

PRUDENTE, A. L. C. et al. Checklist of Lizards of the Juruti, state of Pará, Brazil. **Check List**, São Paulo, v. 9, n. 1, p. 42-50, 2013.

RABOSKY, D. L. et al. Species interactions mediate phylogenetic community structure in a hyperdiverse lizard assemblage from arid Australia. **The American Naturalist**, Chicago, v. 178, n. 5, p. 579-595, 2011.

RAFTERY, A. E.; MADIGAN, D.; HOETING, J. A. Bayesian model averaging for linear regression models. **Journal of the American Statistical Association**, Washington, v. 92, n. 437, p. 179-191, 1997.

RCORETEAM. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.6.1. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. 2019.

RECODER, R. S.; RODRIGUES, M. T. Diversification Processes in Lizards and Snakes from the Middle São Francisco River Dune Region, Brazil. In: VALLENTÍ, R. e CARNAVAL, A. C. (Ed.). **Neotropical Diversification: Patterns and Processes**: Cham: Springer, 2020. p.713-740.

RENNÓ, C. D. et al. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 112, n. 9, p. 3469-3481, 2008.

RIBEIRO, L. B.; FREIRE, E. M. J. I. S. Z. Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a

caatinga area of northeastern Brazil. **Iheringia**, Porto Alegre, v. 101, n. 3, p. 225-232, 2011.

ROCHA, C. et al. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos Archipelago: species list and ecological aspects. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 62, n. 2, p. 285-291, 2002.

ROCHA, C.; SIQUEIRA, C. Feeding ecology of the lizard *Tropidurus oreadicus* Rodrigues 1987 (Tropiduridae) at Serra dos Carajás, Pará state, northern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 68, n. 1, p. 109-113, 2008.

RODRIGUES, M. T. Herpetofauna da Caatinga. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M., *et al* (Ed.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco, 2003. p.181-236.

RODRIGUES, M. T. Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. **Journal of Herpetology**, St. Louis, v. 30, n. 4, p. 513-523, 1996.

RYAN, M. J. et al. Too dry for lizards: short-term rainfall influence on lizard microhabitat use in an experimental rainfall manipulation within a piñon-juniper. **Functional Ecology**, Oxford, v. 30, n. 6, p. 964-973, 2016.

SCHALL, J. J.; PIANKA, E. R. Geographical trends in numbers of species. **Science**, New York, v. 201, n. 4357, p. 679-686, 1978.

SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, New York, v. 185, n. 4145, p. 27-39, 1974.

_____. Field experiments on interspecific competition. **The american naturalist**, Chicago, v. 122, n. 2, p. 240-285, 1983.

SHINE, R. Life-history evolution in reptiles. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 36, n. 1, p. 23-46, 2005.

SIEDCHLAG, A. C. et al. Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, San Diego, v. 56, n. 2, p. 622-630, 2010.

SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology Letters**, Oxford, v. 10, n. 12, p. 1115-1123, 2007.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias:(re) montando a Ecologia de Comunidades em diferentes escalas espaciais= Phylogenetic and functional assembly structure:(re) assembling the community ecology on different spatial scales. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 28, n. 4, 2012.

_____. Functional and phylogenetic structure of forest and savanna bird assemblages across spatial scales. **Ecography**, Copenhagen, v. 39, n. 6, p. 533-541, 2016.

SOKOL, O. M. Herbivory in lizards. **Evolution**, Lancaster, v. 21, n. 1, p. 192-194, 1967.

STAMPS, J. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In: B, H. R.;PIANKA, E. R., *et al* (Ed.). **Lizard ecology: Studies of a model organism**. Cambridge: Harvard University Press, 1983. p.169-204.

STARK, J. et al. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. **Oikos**, Copenhagen, v. 126, n. 11, p. 1650-1659, 2017.

SUDENE. **Superintendência do desenvolvimento do Nordeste**. Nova delimitação Semiárido. [s.l.], Available at http://www.sudene.gov.br/images/arquivos/semiario/arquivos/Rela%C3%A7%C3%A3o_de_Munic%C3%ADpios_Semi%C3%A1rido.pdf (accessed 25 March 2020). 2018.

TONINI, J. F. R. et al. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. **Biological Conservation**, Barking, v. 204, p. 23-31, 2016.

ULRICH, W. Species co-occurrences and neutral models: reassessing JM Diamond's assembly rules. **Oikos**, Copenhagen, v. 107, n. 3, p. 603-609, 2004. USA: Ebook, v.7, 2011. cap. 18, p.388-412.

VALLENTÍ, R. e CARNAVAL, A. C. (Ed.). **Neotropical Diversification: Patterns and Processes**. Cham: Springer, 2020. p.713-740.

VAN SLUYS, M. et al. Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. **Journal of Herpetology**, St. Louis, v. 38, n. 4, p. 606-611, 2004.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões propostas para o Bioma Caatinga**. Associação Plantas do Nordeste; Instituto de Conservação Ambiental. 1ed. 2002. 76.

VIEIRA, R. et al. Identifying areas susceptible to desertification in the Brazilian northeast. **Solid Earth**, Munich, v. 6, n. 1, p. 347-360, 2015.

VITT, L. J. et al. History and the global ecology of squamate reptiles. **The American Naturalist**, Chicago, v. 162, n. 1, p. 44-60, 2003.

VITT, L. J. et al. Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. **Oecologia**, Berlin, v. 122, n. 3, p. 410-420, 2000.

VITT, L. J. **The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil**. Oklahoma Museum of Natural History, Norman: University of Oklahoma, 1995.

- VITT, L. J.; PIANKA, E. R. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 102, n. 22, p. 7877-7881, 2005.
- VITT, L. J.; ZANI, P. A. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 74, n. 7, p. 1313-1335, 1996.
- VITT, L. J.; ZANI, P. A.; ESPÓSITO, M. C. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. **Oikos**, Copenhagen, v. 87, p. 286-294, 1999.
- WALLACE, A. R. J. A. On the monkeys of the Amazon. **Annals Magazine of Natural History**, London, v. 14, n. 84, p. 451-454, 1854.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.
- WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.
- WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 366, n. 1576, p. 2403-2413, 2011.
- WERNECK, F. P. et al. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicuridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. **BMC Evolutionary Biology**, London, v. 15, n. 94, p. 1-24, 2015.
- WERNECK, F. P.; COLLI, G. R.; VITT, L. J. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. **Austral Ecology**, Melbourne, v. 34, n. 1, p. 97-115, 2009.
- WIENS, J. J.; KOZAK, K. H.; SILVA, N. Diversity and niche evolution along aridity gradients in North American lizards (Phrynosomatidae). **Evolution**, Lancaster, v. 67, n. 6, p. 1715-1728, 2013.
- WINEMILLER, K. O.; PIANKA, E. R. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecological Monographs**, Durham, v. 60, p. 27-55, 1990.
- ZEUGNER, S.; FELDKIRCHER, M. Bayesian model averaging employing fixed and flexible priors: The BMS package for R. **Journal of Statistical Software**, Los Angeles, v. 68, n. 4, p. 1-37, 2015.
- ZHANG, J.; DING, Q.; HUANG, J. spaa: Species association analysis. **R package version 0.2**, [s.l.], Available at <http://CRAN.R-project.org/package=spaa>, v. 1, 2013.
- ZIMMERMAN, L. C.; TRACY, C. R. J. P. Z. Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 62, n. 2, p. 374-409, 1989.

APÊNDICE A – AUTOCORRELAÇÕES ESPACIAIS

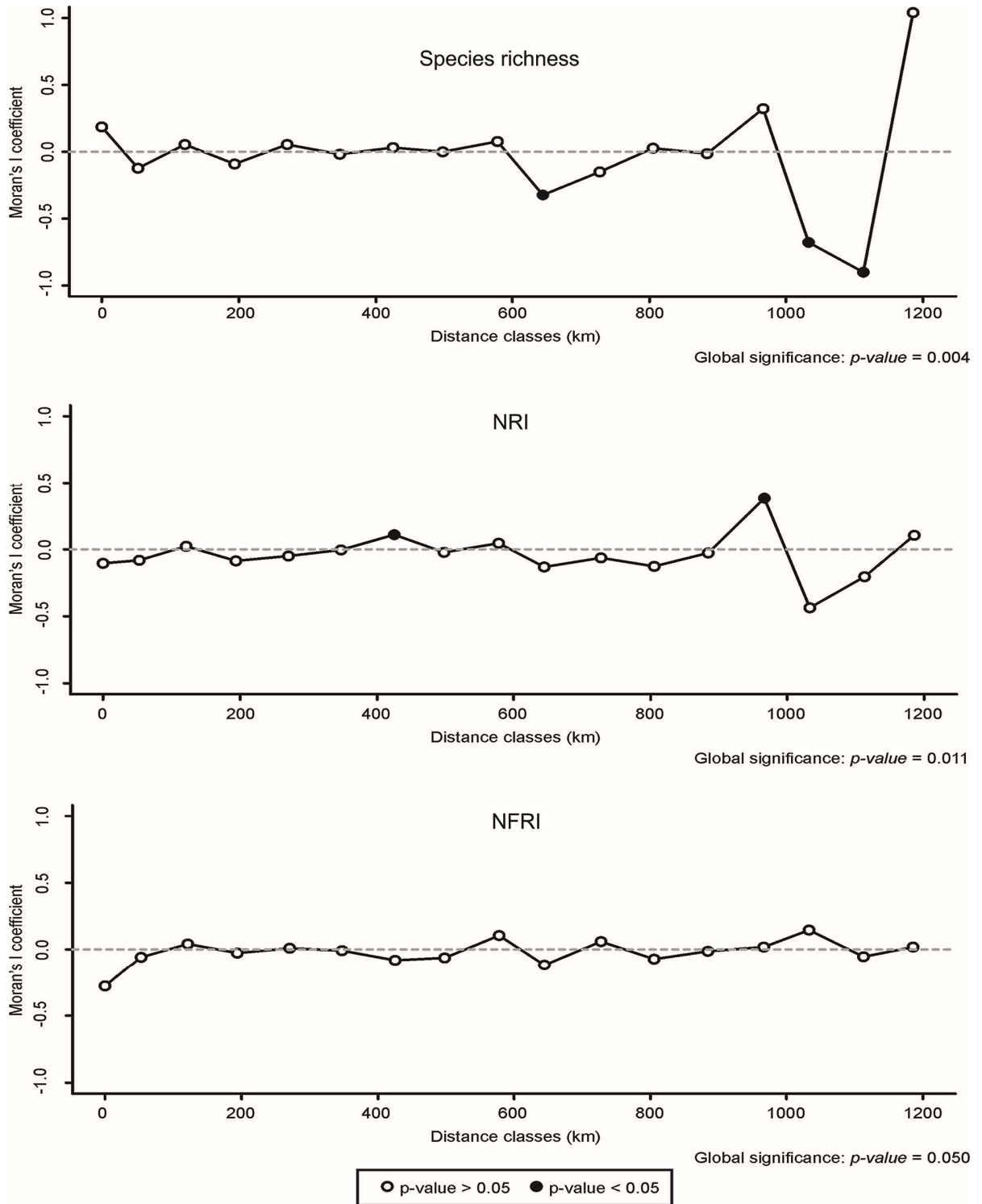


Figura 6 – Correlogramas das autocorrelações espaciais das variáveis resposta (riqueza de espécies, NRI e NFRI) em múltiplas classes de distâncias.

APÊNDICE B – NICHOS ESPACIAIS

Tabela 3 – Uso do microhabitat e largura de nicho espacial das espécies de lagartos de quatro áreas da Caatinga, semiárido brasileiro. Os valores representam a frequência de uso. A.a = *Ameiva ameiva*; A.m = *Acratosaura mentalis*; A.n = *Ameivula nigrigula*; A.p = *Ameivula pyrrhogularis*; A.1 = *Ameivula* sp1.; A.2 = *Ameivula* sp2.; B.h = *Brasiliscincus heathi*; C.l = *Calyptommatus leiolepis*; C.m = *Coleodactylus meridionalis*; E.d = *Eurolophosaurus divaricatus*; G.g = *Gymnodactylus geckoides*; H.a = *Hemidactylus agrius*; H.b = *Hemidactylus brasiliensis*; H.m = *Hemidactylus mabouia*; I.i = *Iguana iguana*; L.k = *Lygodactylus klugei*; N.a = *Nothobachia ablephara*; P.pe = *Phyllopezus periosus*; P.po = *Phyllopezus pollicaris*; P.a = *Polychrus acutirostris*; P.t = *Procellosaurinus tetradactylus*; S.m = *Salvator merianae*; T.c = *Tropidurus cocorobensis*; T.h = *Tropidurus hispidus*; T.p = *Tropidurus pinima*; T.s = *Tropidurus semitaeniatus*; V.m = *Vanzosaura multiscutata*.

Casa Nova																
Categorias	A.p	A.1	A.2	B.h	C.l	E.d	G.g	H.a	H.b	L.k	N.a	P.po	P.t	S.m	T.h	T.s
Arbusto	0	11	0	1	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Areia	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Base de árvore	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	0	0	10	1
Bromélia	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cactaceae	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Folhiço	0	11	2	4	0	10	1	0	1	0	3	0	2	0	0	0
Galho de árvore	0	0	0	0	0	3	0	4	7	15	0	12	0	0	3	2
Rocha	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	4	49
Serrapilheira	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	4	0
Solo entre vegetação	7	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Solo exposto	6	10	3	0	0	3	3	0	0	0	0	2	0	0	2	2
Tronco caído	1	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	1	0	0	1	1
Largura espacial	4.52	4.08	1.92	1.47	1	3.93	2.57	1	1.28	1	1.92	3.22	1	1	4.25	1.25

Contendas do Sincorá

Categorias	A.p	H.b	H.m	L.k	P.po	S.m	T.h	T.p	T.s
Arbusto	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Base de árvore	0	3	4	1	7	0	10	1	0
Bromélia	5	0	0	0	0	0	1	0	0
Cactaceae	14	0	0	0	0	0	0	0	0
Construção humana	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Folhiço	9	0	0	0	0	0	2	0	0
Galho de árvore	0	0	0	9	0	0	2	0	0
Rocha	1	0	0	0	0	0	11	31	5

Continua

Tabela 3 – Uso do microhabitat e largura de nicho espacial das espécies de lagartos de quatro áreas da Caatinga, semiárido brasileiro. Os valores representam a frequência de uso.

Continuação

Contendas do Sincorá

Categorias	A.p	H.b	H.m	L.k	P.po	S.m	T.h	T.p	T.s
Serrapilheira	4	0	0	0	4	0	2	0	0
Solo entre vegetação	15	0	0	0	0	0	0	0	0
Solo exposto	23	0	0	0	2	1	14	2	0
Tronco caído	2	0	0	0	3	0	11	0	0
Largura espacial	5.42	1	1.47	1.22	3.28	1	5.28	1.2	1

Cuité

Categorias	A.m	B.h	A.p	C.m	G.g	H.b	L.k	P.pe	P.po	P.a	T.h	T.s	V.m
Arbusto	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Base de árvore	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	2	0	0
Bromélia	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Folhíço	3	4	11	11	3	3	0	0	0	0	5	0	8
Galho de árvore	0	0	0	0	0	1	13	0	3	1	1	0	0
Rocha	0	0	0	0	2	0	0	19	10	0	11	39	0
Serrapilheira	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	4	0	0
Sob casca de árvore	0	0	0	0	2	4	5	0	0	0	0	0	0
Solo entre vegetação	0	5	16	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Solo exposto	0	0	22	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0
Tronco caído	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Largura espacial	1	1.98	3.86	1	5.76	3	1.67	1	2.17	1	4.45	1	1

Palmas de Monte Alto

Categorias	A.a	A.n	C.m	G.g	H.b	I.i	P.po	P.a	S.m	T.c	T.h	T.p	V.m
Arbusto	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Base de árvore	0	0	0	0	0	0	7	0	0	3	10	0	0
Bromélia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
Folhíço	0	12	3	0	2	0	3	0	1	1	15	0	0
Galho de árvore	0	0	0	0	0	2	4	0	0	0	1	0	0
Rocha	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	21	31	0

Continua

Tabela 3 – Uso do microhabitat e largura de nicho espacial das espécies de lagartos de quatro áreas da Caatinga, semiárido brasileiro. Os valores representam a frequência de uso.

Conclusão

Palmas de Monte Alto

Categorias	A.a	A.n	C.m	G.g	H.b	I.i	P.po	P.a	S.m	T.c	T.h	T.p	V.m
Serrapilheira	1	5	8	6	4	0	3	0	0	1	5	0	0
Solo exposto	0	9	0	2	0	0	2	1	1	0	17	0	0
Tronco caído	0	0	1	2	4	0	7	0	0	3	11	0	0
Largura espacial	2	3.7	1.9	2.3	2.8	1	5.6	1	2	3.9	5.7	1	1

APÊNDICE C – SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS

Tabela 4 – Sobreposição entre os pares de espécies de lagartos nas quatro comunidades analisadas. A diagonal abaixo representa sobreposição trófica enquanto a diagonal de cima (em negrito) representa sobreposição espacial. A.a = *Ameiva ameiva*; A.m = *Acratosaura mentalis*; A.n = *Ameivula nigrigula*; A.p = *Ameivula pyrrhogularis*; A.1 = *Ameivula* sp1.; A.2 = *Ameivula* sp2.; B.h = *Brasiliscincus heathi*; C.l = *Calyptommatus leiolepis*; C.m = *Coleodactylus meridionalis*; E.d = *Eurolophosaurus divaricatus*; G.g = *Gymnodactylus geckoides*; H.a = *Hemidactylus agrius*; H.b = *Hemidactylus brasiliensis*; H.m = *Hemidactylus mabouia*; l.i = *Iguana iguana*; L.k = *Lygodactylus klugei*; N.a = *Nothobachia ablephara*; P.pe = *Phyllopezus periosus*; P.po = *Phyllopezus pollicaris*; P.a = *Polychrus acutirostris*; P.t = *Procellosaurinus tetradactylus*; S.m = *Salvator merianae*; T.c = *Tropidurus cocorobensis*; T.h = *Tropidurus hispidus*; T.p = *Tropidurus pinima*; T.s = *Tropidurus semitaeniatus*; V.m = *Vanzosaura multiscutata*.

Casa Nova																
	A.p	A.1	A.2	B.h	C.l	E.d	G.g	H.a	H.b	L.k	N.a	P.po	P.t	S.m	T.h	T.s
A.p		0.38	0.34	0.00	0.00	0.11	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.07	0.12	0.09
A.1	-		0.73	0.67	0.00	0.83	0.31	0.00	0.08	0.00	0.46	0.06	0.56	0.05	0.15	0.02
A.2	-	-		0.54	0.00	0.64	0.45	0.00	0.08	0.00	0.46	0.09	0.55	0.00	0.14	0.03
B.h	0.52	-	-		0.00	0.88	0.14	0.00	0.14	0.00	0.81	0.00	0.97	0.00	0.02	0.00
C.l	-	-	-			0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.55	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
E.d	0.01	-	-	0.02			0.24	0.24	0.35	0.24	0.66	0.21	0.79	0.16	0.26	0.02
G.g	0.24	-	-	0.45	-	0.01		0.00	0.02	0.00	0.12	0.10	0.15	0.15	0.19	0.04
H.a	0.47	-	-	0.89	-	0.05	0.40		0.99	1.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.25	0.04
H.b	0.02	-	-	0.03	-	0.03	0.21	0.03		0.99	0.12	0.67	0.14	0.00	0.24	0.04
L.k	0.00	-	-	0.00	-	0.00	0.89	0.01	0.21		0.00	0.67	0.00	0.00	0.25	0.04
N.a	0.25	-	-	0.35	-	0.17	0.16	0.56	0.06	0.02		0.00	0.83	0.00	0.00	0.00
P.po	0.44	-	-	0.84	-	0.11	0.41	0.77	0.04	0.04	0.68		0.00	0.00	0.64	0.71
P.t	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		0.00	0.00	0.00
S.m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		0.33	0.00
T.h	0.29	-	-	0.32	-	0.56	0.27	0.29	0.11	0.16	0.66	0.62	-	-		0.36
T.s	0.05	-	-	0.08	-	0.99	0.04	0.08	0.02	0.01	0.14	0.13	-	-	0.52	

Continua

Tabela 4 – Sobreposição entre os pares de espécies de lagartos nas quatro comunidades analisadas. A diagonal abaixo representa sobreposição trófica enquanto a diagonal de cima (em negrito) representa sobreposição espacial.

Continuação

Contendas do Sincorá

	A.p	H.b	H.m	L.k	P.po	S.m	T.h	T.p	T.s
A.p		0.00	0.00	0.00	0.23	0.70	0.50	0.07	0.03
H.b	0.16		0.97	0.11	0.79	0.00	0.43	0.03	0.00
H.m	0.13	0.81		0.11	0.77	0.00	0.42	0.03	0.00
L.k	0.23	0.21	0.01		0.09	0.00	0.13	0.00	0.00
P.po	0.19	0.31	0.38	0.18		0.23	0.67	0.04	0.00
S.m	-	-	-	-	-		0.60	0.06	0.00
T.h	0.55	0.11	0.11	0.16	0.13			0.52	0.47
T.p	0.10	0.21	0.26	0.05	0.12		0.44		1.00
T.s	-	-	-	-	-	-	-	-	

Continua

Tabela 4 – Sobreposição entre os pares de espécies de lagartos nas quatro comunidades analisadas. A diagonal abaixo representa sobreposição trófica enquanto a diagonal de cima (em negrito) representa sobreposição espacial.

Continuação

Cuité

	<i>A.m</i>	<i>A.p</i>	<i>B.h</i>	<i>C.m</i>	<i>G.g</i>	<i>H.b</i>	<i>L.k</i>	<i>P.pe</i>	<i>P.po</i>	<i>P.a</i>	<i>T.h</i>	<i>T.s</i>	<i>V.m</i>
<i>A.m</i>		0.35	0.62	1.00	0.65	0.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.38	0.00	1.00
<i>A.p</i>	0.03		0.62	0.35	0.39	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.00	0.35
<i>B.h</i>	0.00	0.72		0.62	0.41	0.51	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00	0.62
<i>C.m</i>	0.00	0.52	0.74		0.65	0.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.38	0.00	1.00
<i>G.g</i>	0.00	0.69	0.95	0.71		0.71	0.16	0.44	0.46	0.00	0.74	0.44	0.65
<i>H.b</i>	0.13	0.12	0.14	0.09	0.15		0.46	0.00	0.05	0.19	0.23	0.00	0.58
<i>L.k</i>	0.00	0.34	0.49	0.36	0.52	0.21		0.00	0.26	0.93	0.07	0.00	0.00
<i>P.pe</i>	0.17	0.16	0.13	0.00	0.25	0.36	0.20		0.92	0.00	0.83	1.00	0.00
<i>P.po</i>	0.15	0.11	0.06	0.00	0.00	0.09	0.03	0.24		0.28	0.83	0.92	0.00
<i>P.a</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-		0.08	0.00	0.00
<i>T.h</i>	0.00	0.04	0.03	0.01	0.00	0.02	0.03	0.05	0.74	-		0.83	0.38
<i>T.s</i>	0.03	0.20	0.27	0.21	0.28	0.13	0.66	0.13	0.24	-	0.34		0.00
<i>V.m</i>	0.00	0.03	0.05	0.00	0.27	0.12	0.24	0.71	0.02	-	0.01	0.12	

Continua

Tabela 4 – Sobreposição entre os pares de espécies de lagartos nas quatro comunidades analisadas. A diagonal abaixo representa sobreposição trófica enquanto a diagonal de cima (em negrito) representa sobreposição espacial.

Conclusão

Palmas de Monte Alto

	A.a	A.n	C.m	G.g	H.b	I.i	P.po	P.a	S.m	T.c	T.h	T.p	V.m
A.a		0.16	0.66	0.64	0.47	0.00	0.30	0.00	0.00	0.31	0.53	0.71	0.00
A.n	-		0.40	0.33	0.34	0.00	0.27	0.41	0.68	0.17	0.47	0.00	0.05
C.m	-	0.04		0.88	0.81	0.00	0.39	0.00	0.25	0.36	0.32	0.00	0.00
G.g	-	0.17	0.94		0.80	0.00	0.46	0.30	0.21	0.39	0.37	0.00	0.00
H.b	-	0.21	0.23	0.42		0.00	0.65	0.00	0.24	0.65	0.45	0.00	0.00
I.i	-	-	-	-	-		0.34	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00
P.po	-	0.56	0.76	0.78	0.27	-		0.17	0.30	0.92	0.70	0.17	0.00
P.a	-	-	-	-	-	-	-		0.71	0.00	0.49	0.00	0.00
S.m	-	-	-	-	-	-	-	-		0.15	0.65	0.00	0.00
T.c	-	0.74	0.13	0.39	0.63	-	0.49	-	-		0.65	0.22	0.00
T.h	-	0.85	0.03	0.13	0.14	-	0.46	-	-	0.62		0.60	0.00
T.p	-	0.65	0.03	0.08	0.06	-	0.36	-	-	0.51	0.56		0.00

Continua

Tabela 5 – Composição alimentar e largura de nicho dos lagartos das quatro comunidades estudadas em áreas de Caatinga. Os valores nas células correspondem ao volume total de cada categoria por espécie. A largura de nicho trófico (alimentar) foi calculado com base no volume total de cada categoria por estômago.

Continuação

Casa Nova

Categoria	A.p	B.h	E.d	G.g	H.a	H.b	L.k	N.a	P.po	T.h	T.s
N. Id. Invertebrado	0.00	0.00	0.00	5.74	0.00	13.04	0.00	0.00	0.00	21.81	0.00
Neuroptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	82.56	59.98
Orthoptera	0.00	0.00	30.35	0.00	0.00	39.87	0.00	3.69	0.00	0.00	84.74
Scorpione	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	219.24
Largura de Nicho Trófico	2.01	1.00	1.77	1.90	2.00	3.84	1.08	4.92	2.65	3.79	2.05

Contendas Do Sincorá

Categoria	A.p	H.b	H.m	L.k	P.po	T.h	T.p
Acari	0.00	0.00	0.00	0.39	0.00	0.00	0.00
Araneae	265.91	0.00	0.00	4.36	285.97	46.68	0.00
Blattaria	186.66	92.16	0.00	2.96	0.00	54.97	1.26
Coleoptera	320.50	6.22	27.23	1.42	45.93	499.27	187.03
Dermaptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.96	0.00
Diplopoda	2.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Diptera	0.00	0.00	0.00	0.61	0.00	2.59	7.08
Formicidae	23.80	0.00	0.00	0.00	7.68	146.10	22.30
Gastropoda	0.00	0.00	0.00	0.00	1.66	0.00	0.00
Hemiptera	13.81	0.00	0.58	0.00	0.00	830.22	79.39
Hymenoptera	55.87	0.00	0.00	0.00	0.00	133.98	436.26

Continua

Tabela 5 – Composição alimentar e largura de nicho dos lagartos das quatro comunidades estudadas em áreas de Caatinga. Os valores nas células correspondem ao volume total de cada categoria por espécie. A largura de nicho trófico (alimentar) foi calculado com base no volume total de cada categoria por estômago.

Continuação

Contendas Do Sincorá							
Categoria	A.p	H.b	H.m	L.k	P.po	T.h	T.p
Isoptera	13.60	0.00	0.00	0.00	0.00	391.65	152.07
Lagarto							
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	770.49	0.00	0.00
Gekkota	0.00	0.00	0.00	0.00	35.46	0.00	0.00
Lepidoptera							
Imago	6.21	0.00	2.51	0.00	45.38	224.93	120.26
Larva	1926.90	0.00	0.00	0.96	98.45	610.02	0.13
Material Vegetal							
Folhas	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	60.10	286.30
N. Id. Invertebrado	17.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Neuroptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	28.77	73.23
Orthoptera	253.09	128.54	451.51	0.00	356.52	111.55	146.54
Pele de lagarto	443.42	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Scolopendromorpha	0.62	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Scorpione	0.00	0.00	0.00	6.42	0.00	0.00	0.00
Largura De Nicho Trófico	2.98	2.06	1.13	4.05	3.11	6.27	6.04

Continua

Tabela 5 – Composição alimentar e largura de nicho dos lagartos das quatro comunidades estudadas em áreas de Caatinga. Os valores nas células correspondem ao volume total de cada categoria por espécie. A largura de nicho trófico (alimentar) foi calculado com base no volume total de cada categoria por estômago.

Continuação

Cuité												
Categoria	A.m	A.p	B.h	C.m	G.g	H.b	L.k	P.pe	P.po	T.h	T.s	V.m
Neuroptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	191.47	0.00	0.00
Odonata (Larva)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	12.11	0.00
Opiliones	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.42	0.00
Orthoptera	0.00	0.00	0.00	0.00	18.94	34.00	6.43	486.55	59.16	13.12	3.59	2.80
Pele de lagarto	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	102.31	0.00	364.93	0.00	0.00	0.00	0.00
Phasmatodea	0.00	6.89	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Scolopendromorpha	0.00	88.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Scorpione	0.00	27.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	83.02	288.29	0.00	0.00
Siphonaptera	0.00	0.00	0.00	51.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Thysanoptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	317.63	0.00	0.00	0.00
Largura de Nicho Trófico	1.00	3.38	1.60	2.16	1.83	4.73	4.62	3.71	4.30	1.89	6.38	2.30

Palmas de Monte Alto

Categoria	A.n	C.m	G.g	H.b	P.po	T.c	T.h	T.p
Araneae	0.00	9.84	544.20	0.00	823.72	12.64	0.00	25.66
Blattaria	0.00	0.00	0.00	0.00	394.95	0.00	0.00	0.00
Coleoptera	890.26	0.00	0.00	41.47	144.24	1358.27	527.40	456.45
Diplopoda	80.71	0.00	0.00	0.00	81.23	0.00	0.00	0.00
Diptera	1.04	0.00	0.00	0.00	42.71	329.47	3.94	0.00
Formicidae	53.04	0.00	27.51	0.00	0.00	102.40	0.00	31.43
Hemiptera	22.10	0.00	148.79	33.60	0.00	1589.52	0.00	0.00

Continua

Tabela 5 – Composição alimentar e largura de nicho dos lagartos das quatro comunidades estudadas em áreas de Caatinga. Os valores nas células correspondem ao volume total de cada categoria por espécie. A largura de nicho trófico (alimentar) foi calculado com base no volume total de cada categoria por estômago.

Conclusão

Palmas de Monte Alto

Categoria	A.n	C.m	G.g	H.b	P.po	T.c	T.h	T.p
Hymenoptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	82.61	0.00	553.01
Isoptera	565.39	2.34	253.00	372.73	288.30	2067.64	279.53	0.00
Lepidoptera	7.90	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	22.67
Lepidoptera Larva	916.54	0.00	22.81	0.00	102.55	95.76	0.00	77.87
Material Vegetal								
Folhas	441.22			5.56	150.27	32.11	189.97	158.72
Sementes	277.06							
N. Id. Invertebrado	0.00	0.00	0.00	0.00	65.14	0.00	0.00	0.00
Neuroptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	26.76	0.00	0.00
Opiliones	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	48.62
Orthoptera	2900.27	0.00	62.45	0.00	562.15	2242.81	1998.06	427.55
Pele de lagarto	0.00	0.00	36.47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Phasmatodea	280.45	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1362.98	56.22
Scolopendromorpha	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.35	0.00
Zygentoma	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Largura de Nicho Trófico	3.78	1.45	3.09	1.45	5.42	4.56	3.05	4.69