



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

FRANCISCO ROBSON CARVALHO DE OLIVEIRA

EFEITOS DE VARIAÇÕES AMBIENTAIS SOBRE O AJUSTE ECOLÓGICO NA
ESPÉCIE *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855) (SQUAMATA:
SPHAERODACTYLIDAE) NO NORDESTE BRASILEIRO

FORTALEZA

2018

FRANCISCO ROBSON CARVALHO DE OLIVEIRA

EFEITOS DE VARIAÇÕES AMBIENTAIS SOBRE O AJUSTE ECOLÓGICO NA ESPÉCIE
Gonatodes humeralis (GUICHENOT, 1855) (SQUAMATA: SPHAERODACTYLIDEAE)
NO NORDESTE BRASILEIRO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Terrestre.

Orientadora: Profa. Dra. Diva Maria Borges-Nojosa.

Coorientador: Prof. Dr. Daniel Cunha Passos.

FORTALEZA

2018

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)

- O47e Oliveira, Francisco Robson Carvalho de.
Efeitos de variações ambientais sobre o ajuste ecológico na espécie *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) (Squamata: Sphaerodactylidae) no nordeste brasileiro / Francisco Robson Carvalho de Oliveira. – 2018.
75 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2018.
Orientação: Profa. Dra. Diva Maria Borges-Nojosa.
Coorientação: Prof. Dr. Daniel Cunha Passos .
1. Ecologia de lagartos. I. Título.

CDD 577

FRANCISCO ROBSON CARVALHO DE OLIVEIRA

EFEITOS DE VARIAÇÕES AMBIENTAIS SOBRE O AJUSTE ECOLÓGICO NA ESPÉCIE
Gonatodes humeralis (GUICHENOT, 1855) (SQUAMATA: SPHAERODACTYLIDEAE)
NO NORDESTE BRASILEIRO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Terrestre.

Aprovada em: ___ / ___ / ____.

BANCA EXAMINADORA

Profª. Dra. Diva Maria Borges-Nojosa (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Waldir Mantovani
Universidade Federal do Ceará (UFC)

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

À memória do amigo e primo João Oliveira de Lima, que ensinou ao preço da própria vida que o trabalho árduo dignifica o homem.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida e pelas bênçãos acumuladas ao longo deste caminho;

À CAPES, à UFC e ao PPGERN, pelo apoio financeiro e oportunidade de crescimento acadêmico e pessoal;

À professora Diva Maria Borges-Nojosa e ao professor Daniel Cunha Passos, pela orientação neste trabalho, dedicação e atenção na revisão do manuscrito e, sobretudo, pelos ensinamentos referentes à herpetologia e à carreira científica;

A todos os professores do PPGERN, pelos ensinamentos prestados e pela forma como modificaram em mim o jeito de pensar ecologia;

Aos parceiros do Núcleo Regional de Ofiologia (NUROF-UFC), por tantas contribuições intelectuais ao longo desse processo de formação e também pela força de trabalho, em especial à Débora, Castiele, Roberta, Margarida, Daniel, Bruno e Rafael;

Aos membros do Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal (LECA-UFERSA) que me ajudaram em coletas de campo e análise de material coletado tão somente pelo prazer de ajudar, em especial ao Nilton, Paulo e Carol Brasileiro;

Ao professor amigo Amaurício Lopes, pelo acolhimento no laboratório de Zoobotânica (IFCE-Acaraú), pelo empréstimo de materiais de coleta, e também pelas palavras de apoio e aconselhamento prestadas durante o curso;

Às pessoas incríveis que receberam a mim e minha equipe de coleta em Canaã, Trairi, e sem as quais a realização deste trabalho teria sido muito mais difícil: Sra. Vera Praciano e Sr. Romualdo Praciano;

Aos colaboradores Célio Alves e Cirlano Holanda de Lima, membros da Escola Padre Rodolfo, de Canaã, pelo acompanhamento em campo e pela imensa contribuição;

Aos familiares que me ajudaram na realização deste trabalho: meu pai Valdeci Oliveira e meus primos Erasmo Oliveira e João Oliveira (*in memoriam*).

Aos amigos Michelly Barros, Francisco Vasconcelos e Ageu Ribeiro, que prestaram um trabalho essencial à coleta de dados para este trabalho;

Tal como não poderia deixar de ser, à Maria Tamires Vasconcelos, por ser meu referencial de valor à vida, valor esse que não se mede por quantos artigos serão publicados depois das noites mal dormidas, mas sim por quanto tempo poderei contar com sua companhia no café de domingo. Espero que para sempre! Obrigado por tudo até aqui.

“Eu acho que esse lugar me deu e me tirou coisas na mesma proporção. Eu vivi aqui, o quanto eu sobrevivi aqui. Só depende do ponto de vista.”

GREY, Meredith.

RESUMO

O estudo da variação geográfica intraespecífica visa compreender a capacidade natural que as espécies possuem de se ajustarem ao ambiente onde vivem. Este feito pode ser particularmente observado em espécies cuja área de distribuição é extensa e compreende um gradiente ambiental considerável. Recentemente a espécie de lagarto *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) foi registrada em área de vegetação costeira, no litoral cearense. Até então, sua distribuição era conhecida para regiões amazônicas, com ocorrências pontuais em áreas de transição entre os biomas Amazônia, Cerrado e Caatinga. As áreas costeiras do Nordeste brasileiro têm sofrido modificações na paisagem ao longo de sua história e as populações animais que aí vivem sofrem os impactos diretamente. Neste estudo foram investigados aspectos ecológicos, tais como tamanho e temperatura corpórea, período de atividade, uso de microhabitats e alimentação em uma população localizada em Trairi, litoral norte do Ceará, a fim de compreender seu ajuste ecológico a uma região não amazônica. Além disso foram investigados efeitos da densidade de árvores, número de troncos e galhos caídos e circunferência dos troncos sobre a densidade populacional desta espécie. *Gonatodes humeralis*, em área de vegetação litorânea, apresentou tamanho corpóreo reduzido, quando comparado a populações amazônicas. Não existe diferença quanto ao período de atividade entre as populações investigadas, mas sua temperatura corpórea varia entre localidades, assim como a exploração do habitat. Quanto à dieta, a espécie consome os recursos alimentares de forma mais generalista do que em ambiente amazônico. E com relação ao efeito da qualidade do habitat sobre sua densidade populacional, constatou-se que a abundância da espécie varia entre áreas com diferentes níveis de conservação, sendo mais abundante em área mais conservada. Os resultados encontrados neste trabalho ampliam a compreensão sobre a atividade diária, uso do ambiente e ecologia trófica de *G. humeralis* e contribui com o entendimento das variações nos atributos biológicos entre populações da mesma espécie, além de fornecer subsídio à conservação dos habitats costeiros do Nordeste brasileiro.

Palavras-chave: Variação geográfica. Plasticidade fenotípica. Nicho ecológico.

ABSTRACT

The study of geographic intraspecific variation aims to understand the natural ability of species to adjust to the environment in which they live. This feat may be particularly observed in species whose range is extensive and comprises a considerable environmental gradient. Recently, the lizard species *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) was recorded in an area of coastal vegetation, on the coast of Ceará. Until then, its distribution was known for Amazonian regions, with occasional occurrences in areas of transition between the Amazon, Cerrado and Caatinga biomes. The coastal areas of the Brazilian Northeast have undergone changes in the landscape throughout its history and the animal populations that live there suffer the impacts directly. We investigated ecological aspects such as body size and temperature, period of activity, use of microhabitats and feeding in a population located in Trairi, northern coast of Ceará, in order to understand its ecological adjustment to a non - Amazon region. In addition, we investigated effects of tree density, number of trunks and fallen branches, and trunk circumference over population density. *Gonatodes humeralis*, in an area of coastal vegetation, presented reduced body size when compared to Amazonian populations. There is no difference in the period of activity among the populations investigated, but their body temperature varies between localities, as well as habitat exploration. As for diet, the species consumes food resources more generally than in the Amazonian environment. And with respect to the effect of habitat quality on its population density, it was verified that the abundance of the species varies between areas with different levels of conservation, being more abundant in a more conserved area. Our results broaden the understanding of the daily activity, use of the environment and trophic ecology of *G. humeralis* and contribute to the understanding of the variations in the biological attributes among populations of the same species, besides providing subsidy to the conservation of the coastal habitats of Northeast Brazil.

Keywords: Geographical variation. Phenotypic plasticity. Ecological Niche.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Mapa de localização do município de Trairi com destaque aos pontos de coleta: (▲) Canaã e (●) Emboaca..... 22
- Figura 2 – Interior da floresta das áreas de coleta: (A) Canaã e (B) Emboaca. 22
- Figura 3 – Indivíduos adultos de *Gonatodes humeralis* em Trairi, Ceará: (A) macho e (B) fêmea..... 23
- Figura 4 – Tamanho corpóreo (comprimento rostro-cloacal em mm) de *Gonatodes humeralis* em seis diferentes populações com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Miranda, Ricci-Lobão e Rocha (2010) para a população de São Luís; Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Cuyabeno, Curuá-Una, Rio Xingu e Caracaraí; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso..... 28
- Figura 5 – Porcentagem de indivíduos de *Gonatodes humeralis* encontrados em atividade ao longo do dia. As colunas indicam a atividade na população de Trairi, enquanto as linhas se referem às populações amazônicas. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Curuá-Una (linha contínua) e Amazônia (linha tracejada); Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso (linha pontilhada)..... 29
- Figura 6 – Temperatura do corpo (°C) de *Gonatodes humeralis* em quatro diferentes populações com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Curuá-Una e Amazônia e Miranda, Ricci-Lobão e Rocha (2010) para a população de São Luís..... 29
- Figura 7 – Altura de poleiro (cm) utilizado por *Gonatodes humeralis* em seis diferentes populações ao longo de sua área de distribuição com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para a população de Curuá-Una; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de Alumar; Miranda, Ricci-Lobão e Rocha para São Luís; Oda (2010) para a população de Manaus..... 31

Figura 8	– Circunferência de poleiro (cm) utilizado por <i>Gonatodes humeralis</i> em seis diferentes populações ao longo de sua área de distribuição com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Cuyabeno e Caracaraí; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de São Luís; Oda (2010) para a população de Manaus.....	31
Figura 9	– Circunferência de troncos (cm) utilizados por <i>Gonatodes humeralis</i> e disponíveis no ambiente em Trairi, CE, com mediana indicada pelo x cinza.....	32
Figura 10	– Mapa de localização do município de Trairi com os pontos de coleta em destaque: triângulo – área menos conservada; círculo preto – área mais conservada.....	49
Figura 11	– Imagens de satélite em escala de visualização proporcional entre as duas localidades com o desenho das áreas amostrais em amarelo: (A) área menos conservada e (B) área mais conservada.....	49
Figura 12	– Interior da floresta das áreas de coleta: (A) menos conservada e (B) mais conservada.....	50
Figura 13	– Número de indivíduos de <i>Gonatodes humeralis</i> por área amostrada em Trairi, CE.....	51

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Largura de nicho das dimensões temporal, espacial e alimentar de diferentes populações da espécie *Gonatodes humeralis*. Valores máximos em negrito e valores mínimos sublinhados. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Curuá-Una, Caracaraí e Amazônia; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de São Luís..... 30
- Tabela 2 – Categorias alimentares com maior índice de valor de importância (IVI) em diferentes populações da espécie *Gonatodes humeralis*. Em negrito as categorias mais consensuais entre as populações investigadas. Legenda: Ara - Araneae, Bla - Blattodea, Col - Coleoptera, Der - Dermaptera, Gas - Gastropoda, Hom - Homoptera, Hym - Hymenoptera, Isp - Isoptera, Isd - Isopoda, Lep - Lepidoptera, Oli - Oligochaeta, Ort - Orthoptera, LI – Larva de Inseto, PL – Pele de Lagarto. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Caracaraí, Curuá-Una e Cuyabeno; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de São Luís..... 30
- Tabela 3 – Dieta de *Gonatodes humeralis* nos períodos chuvoso e seco no nordeste brasileiro, com frequência relativa indicada por f (%), volume de presas dado em milímetros e o Índice de Valor de Importância representado por IVI (em porcentagem)..... 33
- Tabela 4 – Dieta de *Gonatodes humeralis* nos períodos chuvoso e seco no nordeste brasileiro, com frequência relativa indicada por f (%), volume de presas dado em milímetros e o Índice de Valor de Importância representado por IVI (em porcentagem)..... 34

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABEEólica	Associação Brasileira de Energia Eólica
AC	Altura da Cabeça
Ara	Araneae
Bla	Blattodea
CC	Comprimento da Cabeça
CCA	Comprimento Caudal
CHSA	Coleção Herpetológica do Semi-Árido
CHUFC	Coleção de Herpetologia da Universidade Federal do Ceará
Col	Coleoptera
CRC	Comprimento Rostro-Cloacal
Der	Dermaptera
DM	Distância entre Membros
Funceme	Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos
Gas	Gastropoda
Hom	Homoptera
Hym	Hymenoptera
ICMBio	Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
IPECE	Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará
Isd	Isopoda
Isp	Isoptera
IVI	Índice de Valor de Importância
LC	Largura da Cabeça
Lep	Lepidoptera
LI	Larva de Inseto
Oli	Oligochaeta
Ort	Orthoptera
PL	Pele de Lagarto

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	14
2	MANUSCRITO 1.....	16
2.1	Introdução.....	17
2.2	Material e métodos.....	21
2.2.1	Área de estudo.....	21
2.2.2	Espécie em estudo.....	22
2.2.3	Coleta de dados.....	23
2.2.4	Disponibilidade de microhábitats.....	25
2.2.5	Análises.....	26
2.3	Resultados.....	27
2.4	Discussão.....	35
2.5	Considerações finais.....	39
3	MANUSCRITO 2.....	46
3.1	Introdução.....	47
3.2	Material e métodos.....	48
3.2.1	Área de estudo.....	48
3.2.2	Coleta de dados.....	50
3.2.3	Análises.....	51
3.3	Resultados.....	51
3.4	Discussão.....	52
3.5	Considerações finais.....	53
4	CONCLUSÃO.....	57
	REFERÊNCIAS.....	58
	APÊNDICE A – LISTA DE ESPÉCIMES DEPOSITADOS NA COLEÇÃO HERPETOLÓGICA DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ (CHUFC) E NA COLEÇÃO HERPETOLÓGICA DO SEMI-ÁRIDO (CHSA).....	66
	APÊNDICE B – ARTIGO CIENTÍFICO PRODUZIDO A PARTIR DO MANUSCRITO 1.....	67

1 INTRODUÇÃO GERAL

A variação geográfica tem sido estudada em diversos grupos de seres vivos como uma forma de compreender a capacidade das espécies se ajustarem às diferenças ambientais a que estão submetidas (BARLOW, 1961; JAMES, 1970; ENDLER, 1977; AZÓCAR *et al.*, 2014; BUBADUÉ *et al.*, 2016). Esse ajuste pode ser uma expressão da plasticidade fenotípica de determinada espécie, ou seja, sua capacidade de apresentar formas de vida diferentes de acordo com os filtros ambientais que estão atuando sobre ela (WEST-EBERHARD, 1989). Os padrões de variação geográfica são especialmente observados em seres de ampla distribuição, sobretudo quando populações vivem isoladas entre si.

Um grupo animal que apresenta padrões de variação morfológica, fisiológica e/ou comportamental em resposta às variáveis ambientais é constituído pelos répteis (ASHTON; FELDMAN, 2003). No entanto, estas variações costumam ser associadas às condições físicas do ambiente, sem considerar as características bióticas que covariam com as mudanças de altitude, temperatura e precipitação, por exemplo (VINARSKI, 2014). As diferenças marcantes entre fitofisionomias brasileiras, e especificamente entre as florestas tropicais úmidas e o Complexo Vegetacional Costeiro do Nordeste, pressupõem uma oferta de recursos particular a cada região, além das reconhecidas peculiaridades físicas próprias a cada ambiente, o que pode interferir diretamente na ecologia das espécies que aí vivem.

Uma espécie que se distribui ao longo deste gradiente ambiental é o lagarto *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855), comumente encontrado na Amazônia, com registros pontuais no Cerrado, e que atualmente possui ocorrência reconhecida também para áreas que estão sob domínio do bioma Caatinga (ÁVILA-PIRES, 1995; NOGUEIRA; COLLI; MARTINS, 2009; MIRANDA; COSTA; ROCHA, 2012; ROBERTO *et al.*, 2014; BENICIO *et al.*, 2015). Trata-se de uma espécie subarborícola, que vive geralmente no interior das matas (MIRANDA; ANDRADE, 2003; ODA, 2004, 2008). A espécie já foi reconhecida como sensível às variações ambientais, podendo apresentar diferenças na forma de vida, mesmo entre populações amazônicas (VITT; ZANI; BARROS, 1997). Esta distribuição geográfica de *G. humeralis* e sua capacidade de ajuste ecológico a tornam um bom modelo de estudo para investigações relacionadas às variações ecológicas interpopulacionais. Acredita-se que características autoecológicas da espécie possam apresentar pronunciadas variações com a ampliação da escala de estudo, neste caso, para comparações entre fitofisionomias com profundas peculiaridades. As hipóteses centrais deste trabalho são que a espécie *G. humeralis* na região costeira do estado do Ceará apresenta um nicho realizado diferente do observado

nas populações da região amazônica e que sua densidade populacional é afetada pela estrutura do ambiente em Complexo Vegetacional Costeiro.

O presente estudo está organizado em dois capítulos, os quais discorrem sobre o ajuste ecológico da espécie *G. humeralis* aos diferentes ambientes onde ocorre, e eventuais implicações das características do hábitat sobre a densidade populacional da espécie. Este último foi motivado pelas evidências de preocupações reais com a perda e alteração de hábitat que têm sofrido as populações animais da região costeira do Nordeste (MEIRELES, 2011; ARAÚJO, 2016). Sabendo que estas perturbações são a principal causa da extinção de espécie animais (PFEIFER et al., 2017), procura-se apresentar algumas considerações que possam contribuir com a conservação da espécie em estudo.

2 MANUSCRITO 1

ECOLOGIA DE *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855) (SQUAMATA: SPHAERODACTYLIDAE) NA CAATINGA E DIFERENÇAS PARA HÁBITATS AMAZÔNICOS (Apêndice B)

RESUMO

Populações de espécies com ampla distribuição geográfica podem apresentar peculiaridades em seus atributos ecológicos, fruto de plasticidade fenotípica, geralmente associado às diferenças ambientais. Neste estudo são avaliados aspectos ecológicos da espécie de lagarto *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855), cuja área de distribuição se estende por mais de um bioma brasileiro. Até recentemente a espécie tinha distribuição conhecida apenas para a Amazônia, com registros pontuais no Cerrado, mas atualmente sua ocorrência é reconhecida também para áreas que estão sob domínio do bioma Caatinga. Foi investigado tamanho e temperatura corpóreas, período de atividade, uso de microhábitats e alimentação em uma população de *G. humeralis* em vegetação do tipo Complexo Vegetacional Costeiro localizada em Trairi, no estado do Ceará. Conhecimentos sobre a ecologia desta espécie eram restritos aos estudos realizados com populações amazônicas. As informações obtidas em campo foram comparadas com os conhecimentos existentes na literatura a fim de compreender como ocorre o ajuste ecológico que possibilita sua ampla distribuição, sob a hipótese de que o nicho sofre alteração em diferentes dimensões. Constatou-se que esta espécie, em área de vegetação litorânea, apresentou tamanho corpóreo reduzido, quando comparado a populações amazônicas. Seu período de atividade não é alterado, mas sua temperatura corpórea varia entre populações. Quanto à dieta, a espécie consome os recursos alimentares de forma mais generalista do que em ambiente amazônico. Os achados deste trabalho descrevem pela primeira vez aspectos autoecológicos de *G. humeralis* de uma população no extremo leste de sua distribuição, ampliando a compreensão sobre sua atividade diária, uso do ambiente e ecologia trófica, além de contribuir para o entendimento das variações nos atributos biológicos entre populações da mesma espécie.

Palavras-chave: Variação geográfica. Amazônia. Complexo vegetacional costeiro.

ABSTRACT

Populations of species with wide geographic distribution may present peculiarities in their ecological attributes, fruit of phenotypic plasticity, generally associated with environmental differences. We evaluated ecological aspects of the lizard species *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855), whose distribution area extends over more than one Brazilian biome. Until recently the species had a known distribution only to the Amazon, with specific records in the Cerrado, but nowadays its occurrence is also recognized for areas that are under the control of the Caatinga biome. We investigated body size and temperature, period of activity, use of microhabitats and feeding in a population of *G. humeralis* in Coastal Vegetative Complex type vegetation located in Trairi, state of Ceará. Knowledge about the ecology of this species was restricted to studies carried out with Amazonian populations. We compare the information obtained in the field with the existing knowledge in the literature in order to understand how the ecological adjustment occurs that allows its wide distribution, under the hypothesis that the niche suffers alteration in different dimensions. It was observed that this species, in coastal vegetation area, presented reduced body size when compared to Amazonian populations. Your period of activity does not change, but your body temperature varies among populations. As for diet, the species consumes food resources more generally than in the Amazonian environment. Our results describe, for the first time, autoecological aspects of *G. humeralis* from a population in the far east of its distribution, increasing the understanding of its daily activity, use of the environment and trophic ecology, besides contributing to the understanding of the variations in the biological attributes between populations of the same species.

Keywords: Geographical variation. Amazonia. Coastal vegetation complex.

2.1 Introdução

Populações da mesma espécie podem apresentar variação na forma, no estado fisiológico e no comportamento, o que é denominado de plasticidade fenotípica e, geralmente, dirigida pelas condições e recursos ambientais locais, e pelas interações bióticas (WEST-EBERHARD, 1989, 2003; MAGNAN et al., 1994; BUBADUÉ et al., 2016). Tal plasticidade pode ou não ser dispendiosa para a espécie, pois, em alguns casos, conservar os traços fenotípicos em ambientes diferentes demanda maior gasto energético do que promover ajustes

ecológicos (DEWITT; SIH; WILSON, 1998). Desta forma, a variação geográfica intraespecífica, sobretudo entre populações disjuntas, é um fenômeno natural (ENDLER, 1977), que pode ser um forte indicador da capacidade de determinada espécie se ajustar ao ambiente (LLEWELYN et al., 2016). Para algumas espécies de peixe de água doce, por exemplo, a dieta pode variar entre populações a partir de interações bióticas e fatores abióticos, com destaque à influência exercida pela estrutura espacial da comunidade (MAGNAN et al., 1994).

Um dos aspectos autoecológicos importantes que varia geograficamente em populações de anfíbios e répteis é o tamanho corpóreo, geralmente associado às diferenças de fatores abióticos, como altitude, temperatura e precipitação (ASHTON, 2002; ASHTON; FELDMAN, 2003; MICHAEL et al., 2014). Estudos que considerem as particularidades bióticas que co-variam com estes parâmetros ambientais são raros (VINARSKI, 2014), sobretudo com espécies de lagartos. Dentre os atributos ecológicos variáveis em populações de lagartos, destacam-se aspectos morfológicos, como coloração e tamanho, relacionados à sua ecologia térmica, pois interferem na aquisição e manutenção da temperatura de fontes externas (OUFIERO et al., 2011; SAGONAS et al., 2013; HORVÁTHOVÁ et al., 2013; AZÓCAR et al., 2014).

Manter a temperatura corpórea dentro da faixa alternativa de operação é um desafio fisiológico constante para os lagartos, pois atender às requisições térmicas é essencial para a manutenção das taxas metabólicas de animais ectotérmicos (SEEBACHER; WHITE; FRANKLIN, 2015). Para esta manutenção, os lagartos podem realizar termorregulação comportamental, ajustando, entre outros aspectos de sua história de vida, o período do dia em que estão ativos e o tipo de microhabitat que utilizam (BOGERT, 1949; HUEY; SLATKIN, 1976; ROCHA et al., 2009). Por isso, a temperatura do ambiente pode não ser a variável mais importante na determinação da variação geográfica de tamanho corpóreo, mas sim as diferenças nos períodos de atividade, o que interfere na quantidade de tempo que o animal investe em busca por alimento (HORVÁTHOVÁ et al. 2013).

Além da reconhecida variabilidade morfológica, sabe-se que o nicho de lagartos é sensível às variáveis ambientais, sobretudo em suas dimensões temporal, espacial e alimentar, podendo mudar entre estações, ou mesmo durante o dia (PIANKA, 1973). Admitindo o conceito de nicho ecológico como um conjunto de fatores abióticos e bióticos que atuam sobre determinado organismo, sendo considerado hiper-volume n-dimensional, consideram-se características como a temperatura ambiental, os recursos alimentares, e até mesmo o próprio espaço como fatores de influência sobre a ocorrência de uma espécie (HUTCHINSON, 1959;

WHITTAKER; LEVIN; ROOT, 1973). O modo de vida de uma espécie de lagarto está, então, diretamente relacionado ao ambiente onde se estabelecem suas relações ecológicas. No Brasil, a variação geográfica em atributos ecológicos pode ser particularmente observada em espécies cuja distribuição inclui mais de um bioma. O país possui dimensões continentais e diferenças regionais quanto às características morfoclimáticas e fitogeográficas, que influenciam a diversidade biótica (IBGE, 2004; AB'SÁBER; MARIGO, 2006).

Diferenças ecológicas entre populações da Caatinga, do Cerrado e da Amazônia já foram observadas em espécies de lagartos, como *Ameiva ameiva* (LINNAEUS, 1758) (VITT; COLLI, 1994) e *Ameivulla* spp. (MESQUITA; COLLI, 2003). Uma característica recorrente é que na Caatinga estes animais costumam evitar exposição ao sol nos momentos mais quentes do dia (VITT, 1995). Porém, além de diferenças nas condições ambientais (e.g. temperatura, umidade, luminosidade, sazonalidade), existem profundas variações nos recursos físicos e estruturais entre os ambientes (tais como sítios de nidificação ou refúgios contra predadores), bem como é importante considerar flutuações de outros recursos, como a disponibilidade de alimento (domínio de invertebrados dependentes de umidade, grupos resistentes à dessecação, solitários/coloniais, terrestres ou voadores, etc).

Espécies anteriormente conhecidas apenas para Amazônia ou Cerrado, atualmente são registradas também na Caatinga, como é o caso de *Tupinambis teguixin* (LINNAEUS, 1758), encontrada no Ceará por Passos et al. (2013). Outro caso é o da lagartixa *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855) que, por muito tempo, teve sua ocorrência reconhecida apenas para áreas sob domínio amazônico (AVILA-PIRES, 1995). No entanto, foi também encontrada em áreas florestais do bioma Cerrado (NOGUEIRA; COLLI; MARTINS, 2009; NOGUEIRA et al., 2010; MIRANDA; COSTA; ROCHA, 2012) e numa área de ecótono do estado do Piauí, com características de Cerrado e Caatinga, em fitofisionomia de Floresta Estacional Semidecidual (BENICIO et al., 2015). No estado do Ceará a espécie foi registrada, até então, apenas em área de Complexo Vegetacional Costeiro sob domínio do bioma Caatinga onde, aparentemente, se mantém isolada das demais populações (ROBERTO et al., 2014).

Na Amazônia, *G. humeralis* encontra condições climáticas relativamente estáveis, com pouca variação de temperatura ao longo do ano. O ambiente é caracterizado por sua alta umidade, com pluviosidade anual superior aos 1600 mm e temperatura média inferior 27 °C (AB'SÁBER, 2003). Enquanto em área de Complexo Vegetacional Costeiro, onde foi registrado no estado do Ceará, a espécie está sujeita às condições mais próximas de um clima semiárido, típico da Caatinga (AB'SÁBER, 2003, MORO et al., 2015). Existe uma

irregularidade na distribuição das chuvas, que contribui para a sazonalidade climática característica da região (PRADO, 2003). A maior parte destas chuvas se concentra em três meses consecutivos, seguidos de um longo período seco, constituindo assim uma marcada sazonalidade intra e interanual (AB'SÁBER, 2003; PRADO, 2003). As diferenças nos padrões de precipitação entre Amazônia e Caatinga, em soma aos demais fatores abióticos, interferem de forma característica a disponibilidade de recursos no ambiente, uma vez que as chuvas ocasionam o incremento de produtores em escala local, atingindo, assim, os demais níveis tróficos (YOM-TOV; GEFFEN, 2006).

Informações ecológicas sobre a espécie *G. humeralis* são exclusivas de trabalhos realizados com populações amazônicas (e.g. MIRANDA; ANDRADE, 2003; ODA, 2004, 2008; CARVALHO-JR et al., 2008; MIRANDA; RICCI-LOBÃO; ROCHA, 2010). Sabe-se que ao longo da bacia amazônica, este lagarto apresenta variações quanto à morfologia, uso de hábitat e alimentação (VITT; ZANI; BARROS, 1997), evidenciando sua capacidade de ajuste aos diferentes ambientes onde ocorre. Vitt, Zani e Barros (1997) já chamavam atenção à relevância de estudos como esse, não só reconhecendo a importância do entendimento das variações no espaço, como também no tempo. As características peculiares de distribuição da espécie *G. humeralis* a tornam um bom modelo de estudo para investigações relacionadas à variação geográfica intraespecífica.

Considerando sua possibilidade de ajuste ambiental, foi testada a hipótese de que a espécie *G. humeralis* na região costeira do estado do Ceará apresenta um nicho realizado diferente do observado nas populações da região amazônica, com redução do tamanho corpóreo e da amplitude de nicho temporal e ampliação das dimensões de nicho espacial e trófico. Este estudo foi realizado com base nas previsões de que *G. humeralis* em Complexo Vegetacional Costeiro apresenta: (i) tamanho corpóreo reduzido, (ii) restrição de atividade nas horas mais quentes do dia, (iii) uso de uma maior variedade de microhábitats e (iv) consumo de uma maior variedade de presas, devido à menor disponibilidade de condições e recursos ótimos, em comparação com ambientes amazônicos.

Desta forma, o objetivo geral desta pesquisa foi avaliar aspectos ecológicos, tais como morfologia, período de atividade, temperatura, utilização de microhábitats e alimentação de uma população de *G. humeralis* sob influência da Caatinga, em área de Complexo Vegetacional Costeiro. Deve-se, portanto, caracterizar sua ecologia trófica, espacial, térmica e período de atividade, bem como testar se seu ajuste ecológico atende às previsões teóricas esperadas diante das temperaturas elevadas, umidade do ar reduzida e variações na disponibilidade de recursos características de sua localização.

2.2 Material e métodos

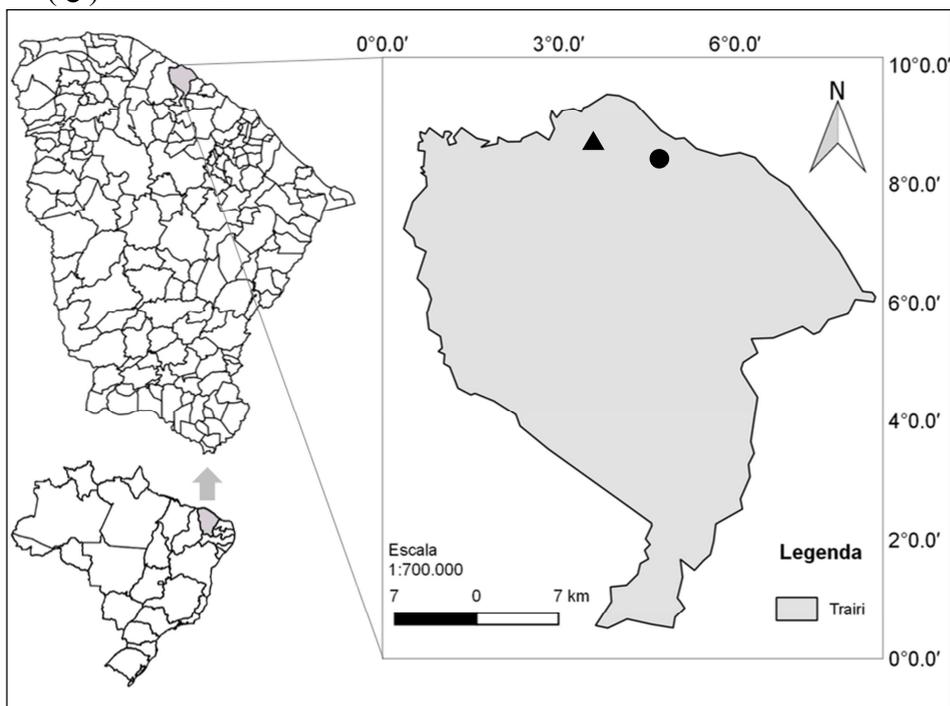
2.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no município de Trairi (Figura 1), localizado no Norte do Ceará, em área de clima Tropical Quente Semiárido Brando, com vegetação caracterizada como Complexo Vegetacional Costeiro (MORO et al., 2015; IPECE, 2016). A temperatura e a pluviosidade médias anuais são, respectivamente, de 27 °C e 1588,8 mm, com chuvas concentradas nos quatro primeiros meses do ano (IPECE, 2016; FUNCEME, 2016). Tal como no restante do estado do Ceará, as temperaturas mantêm-se elevadas durante a maior parte do ano e as precipitações, além de marcarem a sazonalidade típica da região, ocorrem de maneira errática (MORO et al., 2015).

As coletas foram realizadas em dois fragmentos de floresta distantes entre si cerca de 3 km: área Canaã (03°12'25.0"S, 039°22'19.0"W) e área Emboaca (03°13'10.0"S, 039°19'25.5"W). A primeira área (Canaã), ocupa aproximadamente 6 ha, conta com a passagem de um curso d'água intermitente e também com uma trilha principal que se estende de uma extremidade à outra da floresta, além de algumas trilhas secundárias. Está localizada próxima a uma estrada carroçável e as propriedades que a circundam são utilizadas para criação de animais, sobretudo bovinos. Já a segunda área (Emboaca) possui mais de 23 ha e está localizada a uma distância mínima de 1 km do povoado mais próximo. Conta com a proximidade de aerogeradores a leste e oeste, os quais produzem uma vibração peculiar que pode ser sentida ao longo de toda a floresta. Ao norte é delimitada pelo início da zona de dunas. Percebe-se, então, que as comunidades bióticas que aí vivem sofrem impactos locais de fontes e magnitudes distintas.

Ambas as áreas apresentam predominância de árvores e arbustos, o que confere ao interior da floresta um microclima sombreado (Figura 2). Algumas espécies vegetais de grande porte comuns às duas áreas são *Hymenaea courbaril* L. (jatobá), *Coccoloba latifolia* Lam. (coaçu), *Anacardium* sp. (cajueiro) e *Syzygium cumini* (L.) Skeels (azeitona ou jambolão). O porte da floresta em Complexo Vegetacional Costeiro difere das áreas de coleta descritas nos trabalhos realizados na Amazônia, sobretudo por ser constituída de árvores de menor tamanho e menor adensamento. As áreas estudadas na Amazônia são constituídas por árvores de grande porte e considerável camada de serapilheira, que pode chegar a 20 cm (MIRANDA; ANDRADE, 2003). Tais características são incomuns às áreas florestais dos tabuleiros pré-litorâneos cearenses, onde foi registrada *G. humeralis*.

Figura 1 – Mapa de localização do município de Trairi com destaque aos pontos de coleta: (▲) Canaã e (●) Emboaca.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 2 – Interior da floresta das áreas de coleta: (A) Canaã e (B) Emboaca.



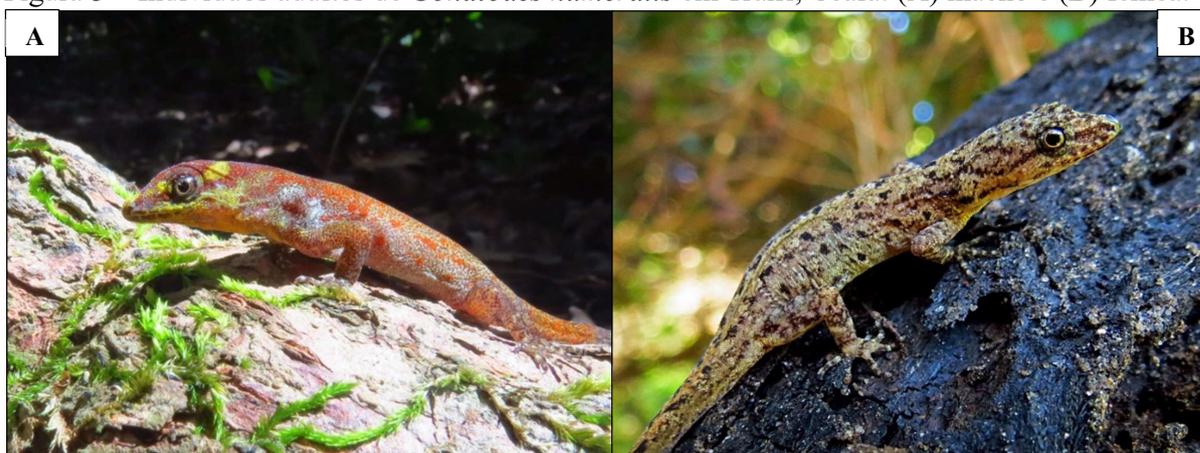
Fonte: Francisco Robson Carvalho de Oliveira.

2.2.2 Espécie em estudo

Gonatodes humeralis é uma das 31 espécies que constituem o gênero, pertencente à família Sphaerodactylidae (UETZ; HOŠEK, 2017), e dentre as quais é considerada a mais amplamente distribuída no Brasil (AVILA-PIRES, 1995). Os indivíduos adultos medem aproximadamente 40 mm de comprimento rostro-cloacal e apresentam um evidente dicromatismo sexual, em que machos apresentam manchas vermelhas e amarelas na cabeça e

na região anterior do tronco, padrão cromático ausente nas fêmeas (Figura 3) (VANZOLINI, 1968; AVILA-PIRES, 1995). Os estudos realizados com populações amazônicas (VITT et al., 2000; NUNES, 2002; MIRANDA; ANDRADE, 2003; ODA, 2008) apontam que a espécie é diurna, com período de atividade entre 7:00 hs e 17:00 hs e hábitos subarborícolas, usando predominantemente os troncos de árvores. Os machos geralmente são registrados em locais relativamente mais altos que as fêmeas (MIRANDA; ANDRADE, 2003; MIRANDA; RICCI-LOBÃO; ROCHA, 2010). A espécie é mais abundante em florestas secundárias, com a fragmentação local podendo afetar negativamente a população (CARVALHO-JR et al., 2008; ODA, 2008), e segundo Carvalho-Jr et al. (2008), os indivíduos não possuem grande eficiência em dispersões de longa distância. Quanto aos hábitos alimentares, as ordens com maior valor de importância para sua dieta são, respectivamente, Gastropoda, Coleoptera, Araneae e Isoptera (MIRANDA; ANDRADE, 2003; VITT; ZANI; BARROS, 1997; VITT et al., 2000).

Figura 3 – Indivíduos adultos de *Gonatodes humeralis* em Trairi, Ceará: (A) macho e (B) fêmea.



Fonte: Daniel Cunha Passos.

2.2.3 Coleta de dados

Inicialmente foi realizada uma pesquisa bibliográfica a fim de compor um banco de dados com informações autoecológicas de *G. humeralis*. Todos os trabalhos com informações autoecológicas da espécie foram compilados e analisados quanto aos procedimentos metodológicos utilizados e principais resultados alcançados. Assim, o trabalho de campo foi conduzido de forma a proporcionar uma coleta de dados com equivalência em método e esforço amostral, para melhor efeito de comparação entre populações.

Os dados de tamanho corpóreo de populações amazônicas foram extraídos de

gráficos de barras apresentados por Vitt, Zani e Barros (1997) e Vitt et al. (2000). Foram usadas informações sobre período de atividade e temperatura corpórea disponíveis nos trabalhos de Vitt, Zani e Barros (1997) e Miranda, Ricci-Lobão e Rocha (2010). Informações sobre uso de hábitat foram baseadas em resultados de Vitt, Zani e Barros (1997) e Oda (2008). Quanto à dieta, as informações foram obtidas em tabelas publicadas por Vitt, Zani e Barros (1997), Vitt et al. (2000) e Miranda e Andrade (2003). Para leitura de dados numéricos em gráficos de dispersão foi usado o software online WebPlotDigitizer 4.0. Além dos dados utilizados nas análises estatísticas, foram usadas ainda algumas informações de medidas de tendência central e de dispersão encontradas em alguns destes trabalhos para ilustrações gráficas.

Já as coletas de campo compreenderam os períodos chuvoso e seco (abril-maio e setembro-outubro de 2017, respectivamente). A amostragem dos animais foi feita através de buscas ativas limitadas por tempo (30 minutos de busca a cada intervalo de uma hora) (e.g. PASSOS; ZANCHI; ROCHA, 2013), em que os indivíduos foram procurados nos mais diversos microhábitats disponíveis (CAMPBELL; CHRISTMAN, 1982; MANZANILLA; PÉFAUR, 2000). As buscas foram realizadas no período diurno, entre 06:00 hs e 17:00 hs (168 horas), e noturno, entre 18:00 hs e 05:00 hs (72 horas), por equipes compostas de dois ou quatro pesquisadores. O esforço amostral total (240 horas) foi igualmente distribuído entre os períodos chuvoso e seco. O período noturno contou com menos horas de amostragem por constatar-se logo a ausência de atividade neste período. A distribuição dos intervalos de busca ao longo de todo o dia foi útil para identificar possível alteração no período de atividade da espécie em relação ao registrado para a Amazônia.

Em relação ao ambiente, para cada indivíduo avistado, foi registrada a hora da visualização, o microhábitat onde foi encontrado, a altura em relação ao nível do solo (resolução de 0,1 cm), o diâmetro do poleiro, quando os indivíduos estavam empoleirados (resolução de 0,1 cm) e as temperaturas do substrato utilizado e do ar (a 10 cm do substrato), com o uso de termômetro (resolução de 0,2 °C).

Os indivíduos foram capturados manualmente e, imediatamente após a captura, foram tomadas as medidas de temperatura corpórea, com uso de um termômetro cloacal *Schultheis* (resolução de 0,2 °C) (MIRANDA; RICCI-LOBÃO; ROCHA, 2010), bem como a medida morfométrica de comprimento rostro-cloacal (CRC), com o uso de paquímetro digital (resolução de 0,1 mm). O sexo foi identificado nos indivíduos adultos por meio do dicromatismo sexual da espécie.

Para análise do conteúdo estomacal foram eutanasiados 60 espécimes (Licenças

Nº 58070-1 e Nº 57169-1, emitidas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio), os quais foram depositados na Coleção de Herpetologia da Universidade Federal do Ceará (CHUFC) e na Coleção Herpetológica do Semi-Árido (CHSA) (Apêndice A). A eutanásia destes indivíduos ocorreu por superdosagem de anestésico (cloridrato de lidocaína a 2%). Os indivíduos foram fixados com injeção de formol comercial a 10% nas vísceras e musculatura do corpo e, posteriormente, conservados em álcool 70% (AURICCHIO; SALOMÃO, 2002). Os demais indivíduos capturados foram marcados com tinta atóxica para evitar a reamostragem dos mesmos e, em seguida, soltos em seus locais originais de captura (FERNER, 1979).

Os conteúdos estomacais foram extraídos dos animais através de dissecação e analisados em microscópio estereoscópio (resolução de 0,2 mm), para identificação das presas até o nível taxonômico de ordem, com exceção da família Formicidae e das classes Gastropoda, Diplopoda e Chilopoda. Estes animais foram mantidos em nível taxonômico diferente de ordem para garantir a equivalência de comparação com os trabalhos publicados. Pelo mesmo motivo, a classificação taxonômica utilizada neste trabalho não se trata da mais atual, portanto os cupins ainda são apresentados na ordem Isoptera.

Todas as presas foram medidas em seu comprimento e largura, utilizando um paquímetro digital (resolução de 0,01 mm), e seu volume estimado pela fórmula do mínimo esferóide prolato $V = 4/3\pi (C/2) (L/2)^2$, onde “V” é o volume da presa, “C” é o comprimento da presa, e “L” é a largura de cada presa (DUNHAM, 1983).

2.2.4 Disponibilidade de microhábitats

A disponibilidade de microhábitats foi identificada através de observações em campo dos microambientes potencialmente utilizáveis pela espécie. Levando-se em consideração que *G. humeralis* é uma espécie subarborícola e que, conseqüentemente, os troncos são bem explorados pela mesma, optou-se por investigar as diferenças quantitativas entre troncos mortos e vivos disponíveis, bem como a circunferência média destes troncos a fim de se identificar eventual seleção neste microhábitat. Para tanto, foram estabelecidas 30 parcelas de 5 m X 5 m, distribuídas por toda a área, onde foram amostrados os lagartos e com distância mínima de 20 m entre cada uma. Em cada parcela foram contabilizados todos os arbustos e árvores vivos e mortos com, pelo menos, 1 m de altura e circunferência à altura do solo ≥ 5 cm (RODAL; SAMPAIO; FIGUEIREDO, 2013). Os indivíduos que atenderam aos critérios de inclusão tiveram suas medidas de circunferência à altura do solo medidas com o

uso de fita métrica (resolução de 1 cm).

2.2.5 Análises

A distribuição dos dados e a homogeneidade das variâncias foram analisadas através dos testes de Shapiro-Wilk e de Levene, respectivamente. Foram aplicadas análises estatísticas não paramétricas devido à não normalidade dos dados, mesmo após logaritmizados em base natural. Todas estas análises foram realizadas em ambiente R (R Core Team, 2015).

Para as análises de tamanho corpóreo, temperatura corpórea, altura e circunferência de poleiro, os dados da população investigada neste trabalho foram classificados em intervalos de classe, para padronizar de acordo como estas informações estavam disponíveis na literatura. Informações de tamanho e temperatura corpóreas foram comparadas entre populações através do teste de Kruskal-Wallis. Em relação ao tamanho corpóreo, foram usados dados das populações do Rio Xingu e Curuá-Una (Pará), Caracarái (Roraima), Cuyabeno, no Equador (VITT; ZANI; BARROS 1997) e das proximidades do Rio Formoso (Rondônia) (VITT et al., 2000); para as medidas de temperatura corpórea foram utilizados dados referentes à uma população de São Luís (Maranhão) (MIRANDA et al., 2010), Curuá-Una e de diferentes populações amazônicas (VITT; ZANI; BARROS, 1997).

Quanto ao uso de hábitat foram realizadas comparações entre altura e circunferência de poleiro com dados extraídos de populações em Curuá-Una (Pará) (VITT; ZANI; BARROS, 1997) e Manaus (Amazonas) (ODA, 2008). A altura de poleiro foi testada entre populações do Ceará e da Amazônia com o teste de Kruskal-Wallis. Já a circunferência de poleiro foi comparada apenas com os registros realizados em Manaus (ODA, 2008), através do teste Wilcoxon-Mann-Whitney.

O período de atividade foi analisado com a realização do teste KolmogorovSmirnov individualmente entre a população de Trairi e cada uma das populações amazônicas com informações disponíveis, a saber: Rio Formoso (Rondônia) (VITT et al., 2000), Curuá-Una (Pará) e o agrupamento de diferentes populações amazônicas (VITT; ZANI; BARROS, 1997).

Com relação à dieta, foi testada a diferença entre períodos chuvoso e seco através do teste Wilcoxon-Mann-Whitney. Além disso foi caracterizada a importância de cada item alimentar para a alimentação do animal com o Índice de Valor de Importância (IVI), dado por: $IVI (\%) = (\text{frequência relativa} + \text{dominância relativa} + \text{volume relativo})/3$ (CURTIS, 1959). O

mesmo cálculo foi realizado com as informações de alimentação para populações de São Luís (MIRANDA; ANDRADE, 2003), Rio Formoso (VITT et al., 2000), Caracarái, Curuá-Una e Cuyabeno (VITT; ZANI; BARROS, 1997). Neste trabalho são apresentadas as categorias alimentares com maiores valores de importância, que somam mais de 50% da dieta de cada população considerada.

Foram calculadas as dimensões de nicho ecológico de cada população para as dimensões temporal, espacial e alimentar. Para isso, as informações de período de atividade, microhabitat e dieta disponíveis nos trabalhos publicados tiveram suas categorias revisadas e equiparadas com as informações coletadas em Trairi para realização do cálculo de amplitude de nicho. Posteriormente os valores de amplitude de nicho adquiridos foram divididos pela quantidade de categorias em cada caso, a fim de padronizar os valores e realizar uma comparação com amplitude de nicho ajustada (e.g. VITT; ZANI; BARROS, 1997). Para cálculo da amplitude de nicho foi usado o inverso do índice de diversidade de Simpson (1949) (PIANKA, 1973), dado por:

$$B = \frac{N}{1/\sum p_i^2}$$

Onde p_i é dado pela proporção de utilização da categoria i (alimento, microhabitat ou intervalo de hora) e N representa o número de categorias.

2.3 Resultados

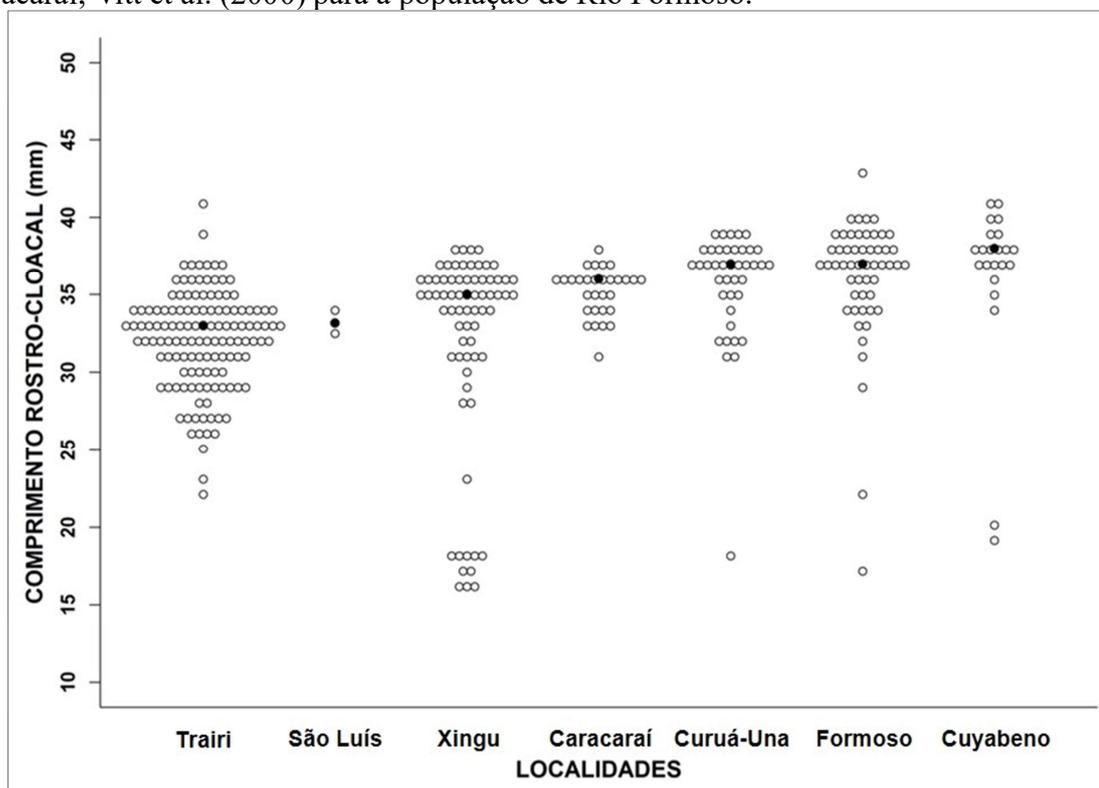
Foram amostrados 293 indivíduos da espécie *G. humeralis*, 160 no período seco e 133 no chuvoso. Destes, foram 123 indivíduos do sexo masculino, 104 do sexo feminino, 39 juvenis e 27 não puderam ser identificados com exatidão. Os indivíduos juvenis foram encontrados predominantemente no período seco.

Os indivíduos adultos de *G. humeralis* de Trairi apresentaram comprimento rostro-cloacal de 33 mm (30 - 34 mm, n = 129). O comprimento rostro-cloacal diferiu entre estas populações (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 108.98$; df = 5; $p < 0.001$), com os indivíduos de Trairi apresentando menor tamanho corpóreo que todas as populações amazônicas (Figura 4).

Quanto ao período de atividade, em Trairi, os animias tiveram uma atividade de, pelo menos, três horas a mais do que o máximo de atividade registrado na Amazônia (Figura 5). Essa diferença reflete uma variação na amplitude de nicho temporal da espécie, sendo a população de Trairi a de maior largura de nicho nesta dimensão (0,94) (Tabela 1). Entretanto, não houve diferença significativa para período de atividade entre as populações testadas:

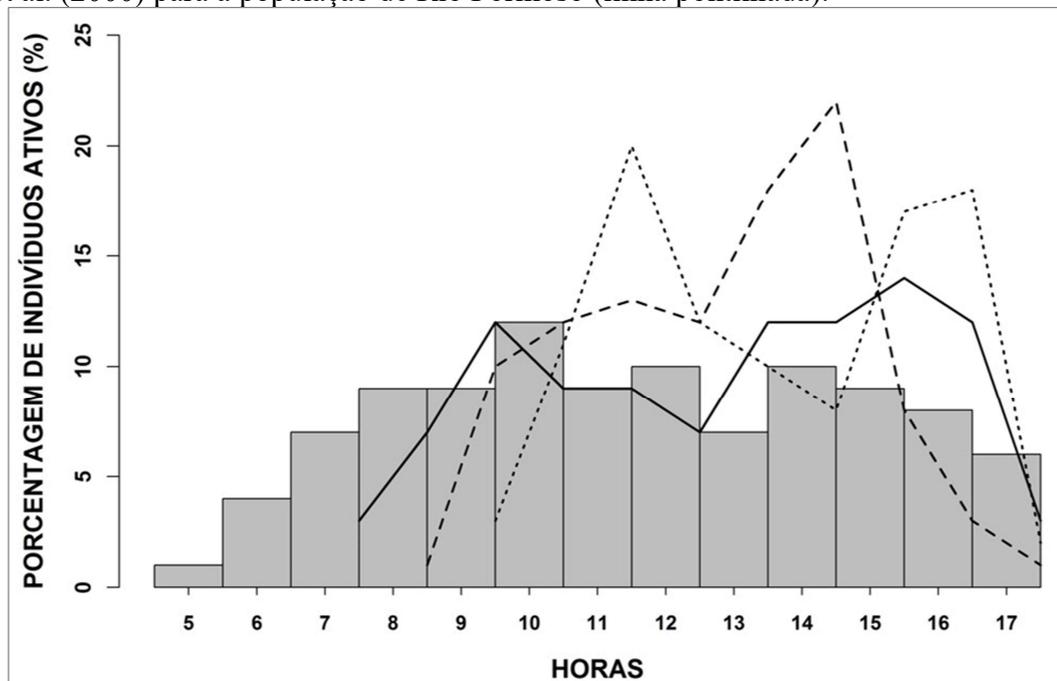
Trairi e Rio Formoso (Kolmogorov-Smirnov $D = 0.479$, $p = 0.17$); Trairi e Curuá-Una (Kolmogorov-Smirnov $D = 0.378$, $p = 0.36$); Trairi e Amazônia em geral (Kolmogorov-Smirnov $D = 0.423$, $p = 0.26$). As temperaturas corpóreas de *G. humeralis* variaram significativamente entre as populações estudadas (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 41.75$, $df = 3$, $p < 0.001$), sendo registradas médias mais elevadas na população de Trairi (Figura 6). A temperatura corpórea dos indivíduos adultos ativos de *G. humeralis* em Trairi foi de 29.95°C (28.70 - 30.78°C, $n = 70$).

Figura 4 – Tamanho corpóreo (comprimento rostro-cloacal em mm) de *Gonatodes humeralis* em seis diferentes populações com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Miranda, Ricci-Lobão e Rocha (2010) para a população de São Luís; Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Cuyabeno, Curuá-Una, Rio Xingu e Caracará; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso.



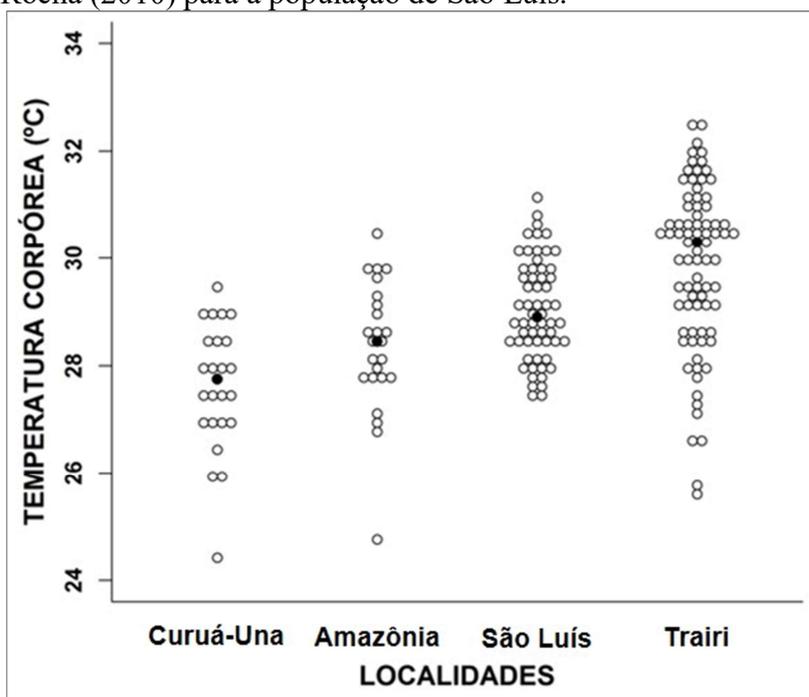
Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 5 – Porcentagem de indivíduos de *Gonatodes humeralis* encontrados em atividade ao longo do dia. As colunas indicam a atividade na população de Trairi, enquanto as linhas se referem às populações amazônicas. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Curuá-Una (linha contínua) e Amazônia (linha tracejada); Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso (linha pontilhada).



Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 6 – Temperatura do corpo (°C) de *Gonatodes humeralis* em quatro diferentes populações com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Curuá-Una e Amazônia e Miranda, Ricci-Lobão e Rocha (2010) para a população de São Luís.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Tabela 1 – Largura de nicho das dimensões temporal, espacial e alimentar de diferentes populações da espécie *Gonatodes humeralis*. Valores máximos em negrito e valores mínimos sublinhados. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Curuá-Una, Caracará e Amazônia; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de São Luís.

Localidades	Temporal	Espacial	Alimentar
Trairi, CE	0,937	<u>0,424</u>	0,620
Curuá-Una, PA	0,874	0,512	-
Rio Formoso, RO	0,699	0,481	0,538
Amazônia	<u>0,692</u>	-	-
Caracará, RR	-	0,564	-
São Luís, MA	-	-	<u>0,487</u>

Fonte: Elaborada pelo autor.

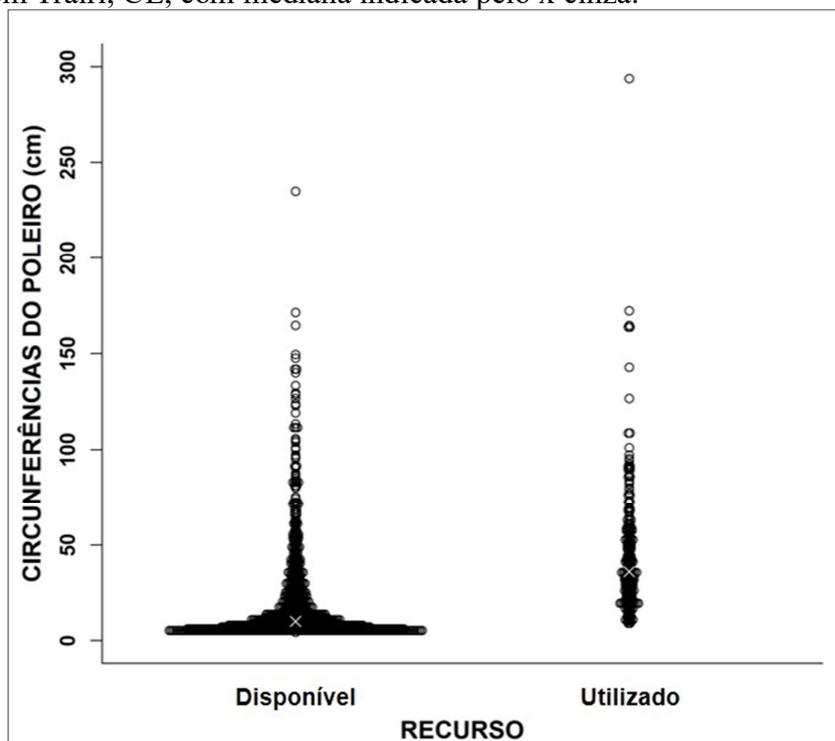
Quanto ao uso do hábitat, em Trairi, os indivíduos de *G. humeralis* foram encontrados predominantemente em troncos de árvores, sejam troncos vivos (68,5%, n = 191) ou mortos (19,7%, n = 55), estando empoleirados em torno de 28 cm acima do solo (16 – 51,25 cm, n = 208), em troncos com cerca de 35 cm de circunferência (25 - 55 cm, n = 210) (Tabela 2). A população de *G. humeralis* em Trairi pareceu usar os troncos mais grossos entre os disponíveis no ambiente (Mann-Whitney - $U = 35964$, $p < 0.01$) (Figura 7). A altura (Kruskal-Wallis - $\chi^2 = 20.72$, $df = 2$, $p < 0.01$) e a circunferência (Mann-Whitney $U = 10012$, $p < 0.01$) dos poleiros utilizados por *G. humeralis* em Trairi diferiram dos valores observados em outras populações amazônicas (Figura 8 e 9) e a amplitude de nicho espacial da espécie também foi menor em Trairi ($B_s = 0,42$) do que nas populações amazônicas (Tabela 1).

Tabela 2 – Categorias de microhábitats com maior porcentagem de uso por *Gonatodes humeralis* em Trairi e três populações amazônicas. Valores máximos em negrito. Legenda: TG (troncos e galhos), GC (troncos e galhos caídos no chão), MC (monte de cupins), SE (serapilheira). Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Caracará e Curuá-Uma; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso.

Localidades	TG (%)	GC (%)	MC (%)	SE (%)
Trairi, CE	88,1	9,0	0	2,9
Rio Formoso, RO	59,1	2,1	11,7	6,5
Curuá-Una, PA	99,1	0	0	0,9
Caracará, RR	93,8	0	0	6,2

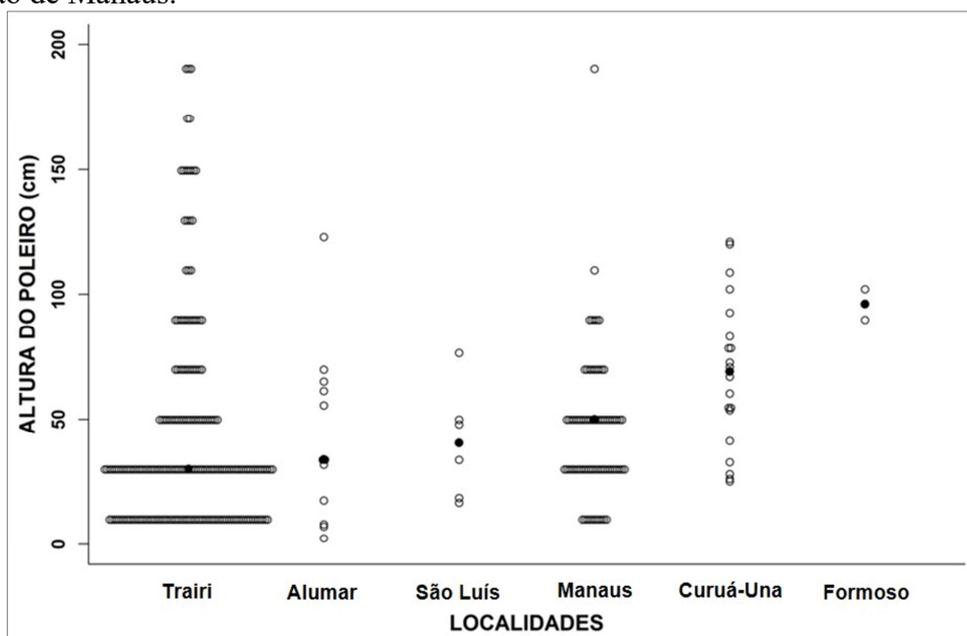
Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 7 – Circunferência de troncos (cm) utilizados por *Gonatodes humeralis* e disponíveis no ambiente em Trairi, CE, com mediana indicada pelo x cinza.



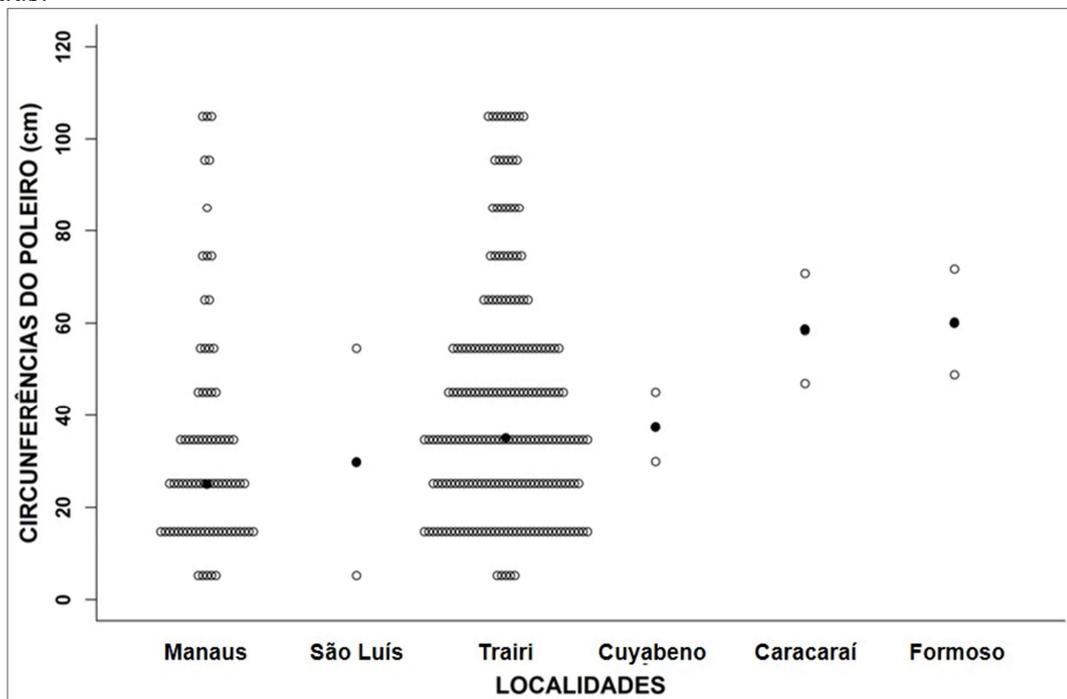
Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 8 – Altura de poleiro (cm) utilizado por *Gonatodes humeralis* em seis diferentes populações ao longo de sua área de distribuição com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para a população de Curuá-Una; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de Alumar; Miranda, Ricci-Lobão e Rocha para São Luís; Oda (2010) para a população de Manaus.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 9 – Circunferência de poleiro (cm) utilizado por *Gonatodes humeralis* em seis diferentes populações ao longo de sua área de distribuição com mediana indicada pelo ponto negro. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Cuyabeno e Caracaraí; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de São Luís; Oda (2010) para a população de Manaus.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Quanto à alimentação, Araneae, Coleoptera, Lepidoptera, Orthoptera e Hymenoptera representam juntos cerca de 52% da alimentação de *G. humeralis* em Trairi em valor de importância. A amplitude de nicho alimentar de *G. humeralis* foi maior em Trairi (0,62) do que em populações amazônicas (Tabela 1) e as categorias de presa mais importantes para sua alimentação foram semelhantes ao que foi registrado para as populações amazônicas já estudadas (Tabela 3). As ordens Araneae e Coleoptera juntas apresentaram maior valor de importância na população de Trairi (26,7) e estas mesmas categorias se repetem em quase todas as demais populações de *G. humeralis* investigadas, indicando um consenso de categorias de presas mais importantes à sua alimentação ao longo das populações. Em Trairi, sua dieta não apresentou variação significativa entre os períodos chuvoso e seco (Tabela 4) para frequência ($U\text{-test} = 260, p < 0,681$), número ($U\text{-test} = 279, p < 0,391$), ou mesmo volume de presas ($U\text{-test} = 300, p < 0,174$).

Tabela 3 – Categorias alimentares com maior índice de valor de importância (IVI) em diferentes populações da espécie *Gonatodes humeralis*. Em negrito as categorias mais consensuais entre as populações investigadas. Legenda: Ara - Araneae, Bla - Blattodea, Col - Coleoptera, Der - Dermaptera, Gas - Gastropoda, Hom - Homoptera, Hym - Hymenoptera, Isp - Isoptera, Isd - Isopoda, Lep - Lepidoptera, Oli - Oligochaeta, Ort - Orthoptera, LI – Larva de Inseto, PL – Pele de Lagarto. Foram usadas informações disponíveis em: Vitt, Zani e Barros (1997) para as populações de Caracaraí, Curuá-Una e Cuyabeno; Vitt et al. (2000) para a população de Rio Formoso; Miranda e Andrade (2003) para a população de São Luís.

Localidades	Categorias alimentares e IVI (%)				
Trairi, CE	Ara: 14,5	Col: 12,2	Lep: 9,9	Ort: 8,2	Hym: 7,7
São Luís, MA	LI: 18,2	Col: 10,4	Ara: 10,1	Ort: 9,7	Hom: 7,9
Rio Formoso, RO	Col: 16,5	Isp: 14,1	Ara: 11,8	Gas: 9,5	Lep: 8,3
Caracaraí, RR	LI: 28,3	Oli: 8,3	Gas: 7,8	Der: 7,1	PL: 5,6
Curuá-Una, PA	Isd: 14,9	Isp: 11,9	For: 9,4	Hym: 7,9	Gas: 7,3
Cuyabeno – EC	Bla: 13,8	Oli: 12,6	Col: 11,9	Ara: 9,9	LI: 8,4

Fonte: Elaborada pelo autor.

Tabela 4 – Dieta de *Gonatodes humeralis* nos períodos chuvoso e seco no nordeste brasileiro, com frequência relativa indicada por f (%), volume de presas dado em milímetros e o Índice de Valor de Importância representado por IVI (em porcentagem).

	Período Chuvoso (n = 30)										Período Seco (n = 30)																	
	f	f (%)	n°	n° (%)	v	v (%)	IVI	f	f (%)	n°	n° (%)	v	v (%)	IVI	f	f (%)	n°	n° (%)	v	v (%)	IVI							
Araneae	12	14,12	14	11,20	359,5	24,88	16,73	9	7,76	23	12,92	114,07	13,61	11,43	12	14,12	14	11,20	359,5	24,88	16,73	9	7,76	23	12,92	114,07	13,61	11,43
Coleoptera	12	14,12	16	12,80	313,8	21,72	16,21	13	11,21	14	7,87	9,27	1,11	6,73	12	14,12	16	12,80	313,8	21,72	16,21	13	11,21	14	7,87	9,27	1,11	6,73
Hymenoptera	7	8,24	10	8,00	10	0,69	5,64	11	9,48	14	7,87	131,95	15,74	11,03	7	8,24	10	8,00	10	0,69	5,64	11	9,48	14	7,87	131,95	15,74	11,03
Orthoptera	6	7,06	6	4,80	173	11,97	7,94	16	13,79	11	6,18	10,47	1,25	7,07	6	7,06	6	4,80	173	11,97	7,94	16	13,79	11	6,18	10,47	1,25	7,07
Isoptera	6	7,06	13	10,40	19,8	1,37	6,28	5	4,31	20	11,24	5,53	0,66	5,40	6	7,06	13	10,40	19,8	1,37	6,28	5	4,31	20	11,24	5,53	0,66	5,40
Diptera	5	5,88	11	8,80	62,7	4,34	6,34	11	9,48	13	7,30	1,71	0,20	5,66	5	5,88	11	8,80	62,7	4,34	6,34	11	9,48	13	7,30	1,71	0,20	5,66
Blattodea	4	4,71	4	3,20	247,2	17,11	8,34	2	1,72	2	1,12	0	0,00	0,95	4	4,71	4	3,20	247,2	17,11	8,34	2	1,72	2	1,12	0	0,00	0,95
Gastropoda	4	4,71	15	12,00	10	0,69	5,80	2	1,72	2	1,12	1,78	0,21	1,02	4	4,71	15	12,00	10	0,69	5,80	2	1,72	2	1,12	1,78	0,21	1,02
Pseudoscorpiones	3	3,53	4	3,20	3,8	0,26	2,33	3	2,59	3	1,69	0	0,00	1,42	3	3,53	4	3,20	3,8	0,26	2,33	3	2,59	3	1,69	0	0,00	1,42
Formicidae	3	3,53	5	4,00	99	6,85	4,79	6	5,17	6	3,37	1,43	0,17	2,90	3	3,53	5	4,00	99	6,85	4,79	6	5,17	6	3,37	1,43	0,17	2,90
Dermaptera	3	3,53	3	2,40	0,2	0,01	1,98	1	0,86	1	0,56	0	0,00	0,47	3	3,53	3	2,40	0,2	0,01	1,98	1	0,86	1	0,56	0	0,00	0,47
Hemiptera	2	2,35	2	1,60	0	0,00	1,32	1	0,86	1	0,56	0	0,00	0,47	2	2,35	2	1,60	0	0,00	1,32	1	0,86	1	0,56	0	0,00	0,47
Odonata	2	2,35	2	1,60	0	0,00	1,32	-	-	-	-	-	-	-	2	2,35	2	1,60	0	0,00	1,32	-	-	-	-	-	-	-
Larva de Lepidoptera	2	2,35	2	1,60	62,9	4,35	2,77	13	11,21	16	8,99	313,35	37,38	19,19	2	2,35	2	1,60	62,9	4,35	2,77	13	11,21	16	8,99	313,35	37,38	19,19
Acari	1	1,18	1	0,80	0,7	0,05	0,67	2	1,72	2	1,12	0,48	0,06	0,97	1	1,18	1	0,80	0,7	0,05	0,67	2	1,72	2	1,12	0,48	0,06	0,97
Scorpiones	1	1,18	2	1,60	4	0,28	1,02	3	2,59	3	1,69	17,12	2,04	2,10	1	1,18	2	1,60	4	0,28	1,02	3	2,59	3	1,69	17,12	2,04	2,10
Isopoda	1	1,18	1	0,80	1,9	0,13	0,70	-	-	-	-	-	-	-	1	1,18	1	0,80	1,9	0,13	0,70	-	-	-	-	-	-	-
Diplopoda	1	1,18	1	0,80	9,1	0,63	0,87	-	-	-	-	-	-	-	1	1,18	1	0,80	9,1	0,63	0,87	-	-	-	-	-	-	-
Chilopoda	1	1,18	1	0,80	9,6	0,66	0,88	1	0,86	1	0,56	0	0,00	0,47	1	1,18	1	0,80	9,6	0,66	0,88	1	0,86	1	0,56	0	0,00	0,47
Ovo de inseto	1	1,18	4	3,20	0,5	0,03	1,47	8	6,90	38	21,35	45,68	5,45	11,23	1	1,18	4	3,20	0,5	0,03	1,47	8	6,90	38	21,35	45,68	5,45	11,23
Não identificado	5	5,88	5	4,00	28,3	1,96	3,95	6	5,17	5	2,81	2,14	0,26	2,75	5	5,88	5	4,00	28,3	1,96	3,95	6	5,17	5	2,81	2,14	0,26	2,75
Pele de lagarto	3	3,53	3	2,40	28,7	1,99	2,64	3	2,59	3	1,69	183,34	21,87	8,71	3	3,53	3	2,40	28,7	1,99	2,64	3	2,59	3	1,69	183,34	21,87	8,71
TOTAL	85	100	125	100	1444,7	100	100	116	100	178	100	838,32	100	100	85	100	125	100	1444,7	100	100	116	100	178	100	838,32	100	100

Fonte: Elaborada pelo autor.

2.4 Discussão

O tamanho corpóreo de *G. humeralis* varia entre os locais de ocorrência da espécie, o que indica uma plasticidade para traços morfológicos. Esta diferença de tamanho corpóreo também foi encontrada por Vitt, Zani e Barros (1997) ao compararem populações amazônicas desta espécie. Assim como é observado para outras espécies de lagartos, a morfologia é uma característica variável entre populações amplamente distribuídas no Brasil (eg. VITT; COLLI, 1994; MESQUITA; COLLI, 2003). Este ajuste morfológico ao ambiente pode ser dirigido tanto por fatores abióticos, como temperatura, por exemplo, quanto fatores bióticos que co-variam com os primeiros, como a disponibilidade de recursos alimentares (ASHTON; FELDMAN, 2003; VINARSKI, 2014).

As diferenças morfológicas encontradas neste trabalho atendem às previsões teóricas de que uma espécie de animal ectotérmico de pequeno porte sob condições de temperaturas elevadas e disponibilidade de recursos reduzida apresenta menores médias de tamanho corpóreo (YANG et al., 2005; SAGONAS et al., 2013). O período de atividade pode ser um fator determinante para o tamanho corpóreo de lagartos, pois a quantidade de tempo ativo em sua temperatura ótima está diretamente relacionada à aquisição de energia (HORVÁTHOVÁ et al., 2013). Mas esta explicação é melhor suportada quando a temperatura do animal é uma característica conservada ao longo de sua área de distribuição (HORVÁTHOVÁ et al., 2013), o que não é observado em *G. humeralis*. Sendo assim, a inércia térmica pode ser explicada com mais eficiência esta variação morfológica da espécie, pois o tamanho corpóreo é um fator determinante para o seu ajuste ao ambiente, com animais pequenos apresentando vantagens termorregulatórias sobre os de grande porte (SAGONAS et al., 2013; AZÓCAR et al., 2014).

A temperatura corpórea média de machos e fêmeas ativos da espécie *G. humeralis* registrada em Trairi foi quase 2 °C acima da média registrada em populações amazônicas por Vitt, Zani e Barros (1997), não tendo sido significativa a diferença de temperatura entre as populações amazônicas. Sabe-se que mesmo animais ectotérmicos possuem capacidade limitada para mudança de seus limites térmicos (HOFFMANN; CHOWN; CLUSELLA-TRULLAS, 2013). Desta forma, o fato de *G. humeralis* ser encontrado com diferentes temperaturas operacionais evidencia que sua gama de temperatura tolerável é relativamente ampla, e a amplitude de temperatura também é uma característica associada ao tamanho corpóreo. Animais com pouca massa corpórea possuem maior capacidade de ajuste térmico ao ambiente do que animais de grande porte, por isso, podem enfrentar uma gama de

temperaturas maior (STEVENSON, 1985). Esse ajuste facilitado aos animais menores acontece porque o tamanho corpóreo reduzido faz com que os mesmos possam aquecer ou resfriar mais rapidamente do que aqueles com tamanho corpóreo maior (BERGMANN, 1847). Este padrão já foi contestado para os Squamata, grupo de répteis constituído por lagartos, anfisbenas e serpentes, mas as evidências não excluem totalmente essa possibilidade (ASHTON; FELDMAN, 2003).

O equilíbrio térmico de animais ectotérmicos depende de dois fatores principais: da capacidade de conservar calor e da rapidez com que os mesmos conseguem adquirir ou perder esse calor (AZÓCAR et al., 2014). Desta forma, os pequenos lagartos podem facilmente adquirir ou perder calor para o ambiente a partir de ajustes no comportamento (ROCHA et al., 2009). Quando o fato de aquecer rapidamente ou de forma retardada se torna um problema para o animal, é necessário desenvolver mecanismos compensatórios, também comportamentais, como a seleção de microambientes ou modificações no período de atividade (AZÓCAR et al., 2014). No caso de *G. humeralis* na região costeira do Ceará, a temperatura mais elevada do que em regiões amazônicas não representou um problema capaz de motivar uma redução no período de atividade da espécie. Além da tolerância térmica de *G. humeralis*, outras características devem ser consideradas para explicar a conservação na atividade desta espécie, como o uso do hábitat, por exemplo.

Com relação ao uso do espaço, foi identificado que a espécie *G. humeralis* usa troncos de maior calibre em Trairi do que em Manaus, ambiente amazônico. Além disso, os indivíduos de *G. humeralis* da população de Trairi apresentaram uma preferência por troncos mais grossos dentre os disponíveis no ambiente, evidenciando sua seleção por poleiros nesta configuração em floresta de Complexo Vegetacional Costeiro. Tal seleção por microhábitats mais grossos não foi registrada por Oda (2008) para a população de Manaus, onde a espécie parece usar indistintamente os poleiros disponíveis. Supõe-se que *G. humeralis* seleciona seu microhábitat em Complexo Vegetacional Costeiro com base nas condições microclimáticas que o ambiente oferece.

Melville e Schulte (2001), identificaram que algumas espécies de lagartos de regiões áridas, onde as temperaturas ambientais podem superar os valores de temperatura ideal para estes animais, a ocupação de microhábitats não ocorre aleatoriamente, podendo ser explicada por fatores estruturais e térmicos. Além disso, sabe-se que o microhábitat de um animal ectotérmico determina que tipo de microclima o organismo experimenta ao longo do dia, o que influencia diretamente suas capacidades fisiológicas, podendo atuar também sobre seu desempenho ecológico (HUEY, 1991). Sendo assim, a espécie *G. humeralis* em ambientes

com temperaturas mais elevadas pode se beneficiar do microclima que os troncos de maior calibre oferecem. Este tipo de microhabitat tem sombra constante em pelo menos um dos lados durante todo o dia e os animais amostrados em Trairi foram encontrados em 84,5% dos casos em locais sombreados. Apenas 1,6% foi registrado sob sol pleno e o restante dos animais (13,9%) foi amostrado sob sol difuso. Em regiões temperadas, essa exposição ao sol (sol pleno, sol difuso e sombra) varia entre as estações do ano, podendo ser interpretada como um comportamento compensatório às flutuações de temperatura de ar e microhabitat (ORTEGA; PEREZ-MELLADO, 2016). Já em ambiente semi-árido, essa variação na exposição é comum ao longo do dia, onde os lagartos tendem a evitar exposição direta ao sol nas horas mais quentes (VITT, 1995).

Alguns dos microambientes onde *G. humeralis* é registrado na Amazônia, como palmeiras (VITT et al., 2000), não foram encontrados na mata em estudo. Sendo assim, a restrição da espécie aos troncos, serapilheira e galhos caídos em Trairi, o que contribuiu para que sua amplitude de nicho espacial tenha sido a menor entre as populações investigadas, pode acontecer mais pela falta de outros tipos de microambientes do que por impossibilidade de uso. Já sua predominância em troncos de árvores em detrimento de outros microambientes disponíveis evidencia sua dependência de áreas florestais, assim como ocorre no bioma amazônico, onde os indivíduos são encontrados quase que na totalidade dos casos em troncos de árvores (VITT et al., 2000; ODA, 2008).

Quanto à dieta, o fato da amplitude de nicho alimentar ser maior na população de Trairi quando comparada com populações amazônicas sugere que a espécie apresenta um comportamento mais generalista quanto ao consumo de presas nesta região. Isto é reforçado pelo fato de que sua dieta não varia entre os períodos chuvoso e seco em área de Complexo Vegetacional Costeiro. O estudo com assembleia de lagartos de Novosolov et al. (2017) sugere que a amplitude de nicho alimentar destes animais não necessariamente será menor em áreas onde a quantidade de competidores é reduzida, pois as diferenças de disponibilidade de recursos entre as áreas são mais importantes na determinação da composição alimentar do que a pressão competitiva existente entre os lagartos. Assim, o fato de populações amazônicas de *G. humeralis* estarem em assembleias de lagartos geralmente mais numerosas do que o registrado para região costeira do nordeste brasileiro (MACEDO; BERNARDE; SHINYABE, 2008; BORGES-LEITE; RODRIGUES; BORGES-NOJOSA, 2014; CAMPOS; LIMA; LIMA, 2015) não pode explicar essa variação na amplitude de nicho alimentar para a espécie. As diferenças na disponibilidade de recursos entre as regiões brasileiras devem ser a explicação mais condizente.

A dieta de *G. humeralis* em Trairi não diferiu entre os períodos chuvoso e seco, diferente do observado em populações amazônicas, a espécie apresentou consumo de maior diversidade de presas durante a estação chuvosa, quando há maior disponibilidade de alimento, o que foi associado ao investimento energético em reprodução, acentuado justamente durante este período do ano (MIRANDA; ANDRADE, 2003). Outras espécies que convivem com a flutuação de recursos alimentares entre estações do ano tendem a promover mudanças no comportamento alimentar, provavelmente a fim de otimizar a aquisição de energia. São exemplos a espécie de sincídeo *Lepidothyris fernandi* (BURTON, 1836) no sul da Nigéria (ENIANG et al., 2014), ou o teídeo *Ameivula ocellifera* no semiárido brasileiro (SALES; FREIRE, 2015).

Porém, o comportamento de maximizar a variedade de alimento durante o período de maior abundância de artrópodes vai contra ao que a teoria do forrageamento ótimo postula. Em linhas gerais, a teoria prediz que as espécies são menos exigentes quando a disponibilidade de recursos é limitada e, assim, tendem ao generalismo em situações de escassez de alimento (SCHOENER, 1971). É o caso, por exemplo, da espécie *Ameiva ameiva* (LINNAEUS, 1758) no semiárido brasileiro, que apresenta amplitude de nicho alimentar mais estreita durante a estação chuvosa, enquanto sua alimentação tende a ser mais generalista durante a estação seca (SALES; RIBEIRO; FREIRE, 2011). Este fato é comumente associado às flutuações na disponibilidade de artrópodes no ambiente (KOLODIUK; RIBEIRO; FREIRE, 2010; SALES; RIBEIRO; FREIRE, 2011), que, em ambientes sazonais como a Caatinga, costumam ser mais abundantes durante a estação chuvosa (VASCONCELLOS et al., 2010).

Em ambos os casos mencionados, os autores registraram influência da sazonalidade na dieta de lagartos, ou seja, estudos que consideram uma escala temporal. Neste trabalho foram registradas diferenças na dieta de *G. humeralis* entre populações, além de que essa dieta pode variar sazonalmente ou não, dependendo do local de ocorrência, indicando que o comportamento alimentar da espécie varia entre as populações estudadas. Assim, a variação na dieta de lagartos pode ser observada não somente entre períodos do ano (e.g. KOLODIUK; RIBEIRO; FREIRE, 2010; SALES; RIBEIRO; FREIRE, 2011; SALES; FREIRE, 2015), mas também em escala espacial, ao longo da área de ocorrência de determinada espécie.

2.5 Considerações finais

O tamanho corpóreo tende a ser uma característica variável geograficamente entre populações de *G. humeralis* e o período de atividade não é capaz de explicar esta variação morfológica, uma vez que as populações não apresentam diferenças significativas quanto à atividade diária. A espécie possui uma amplitude de temperatura operacional razoável, o que lhe atribui a capacidade de estar ativa em praticamente qualquer horário do período diurno. Apesar disso, este pequeno lagarto apresenta um comportamento de uso de hábitat peculiar na vegetação costeira do Ceará, aparentemente selecionando as partes baixas dos troncos de árvores mais grossas, locais com temperaturas relativamente mais amenas e refugiando-se da exposição direta aos raios de sol no interior da floresta. Sua amplitude de nicho alimentar é mais larga em Trairi quando comparado a outras populações amazônicas, embora algumas categorias de presa com maior valor de importância se mantenham entre as populações. Os achados deste trabalho descrevem pela primeira vez aspectos autoecológicos de *G. humeralis* de uma população no extremo leste de sua distribuição, ampliando a compreensão sobre sua atividade diária, uso do ambiente e ecologia trófica. Assim, os resultados encontrados contribuem para o entendimento das variações nos atributos biológicos entre populações da mesma espécie, revelando ajustes conduzidos por fatores bióticos e abióticos em distintos traços morfológicos, ecológicos e comportamentais entre populações de uma espécie de lagarto florestal.

Referências

- AB'SÁBER, Aziz Nacib. O Domínio dos Sertões Secos. **Os Domínios de Natureza no Brasil – Potencialidades Paisagísticas**, p. 83-100, 2003.
- AB'SÁBER, Aziz Nacib; MARIGO, Luiz Claudio. **Ecosistemas do Brasil**. Metalivros, 2006.
- ASHTON, Kyle G. Do amphibians follow Bergmann's rule?. **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, n. 4, p. 708-716, 2002.
- ASHTON, Kyle G.; FELDMAN, Chris R. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. **Evolution**, v. 57, n. 5, p. 1151-1163, 2003.
- AURICCHIO, Paulo; SALOMÃO, M. da G. Técnicas de coleta e preparação de vertebrados para fins científicos e didáticos. **Instituto Pau Brasil de História Natural, São Paulo**, p. 77-123, 2002.
- AVILA-PIRES, Teresa C. S. Lizards of brazilian amazonia (Reptilia:

Squamata). **Zoologische verhandelingen**, v. 299, n. 1, p. 1-706, 1995.

AZÓCAR, Débora Lina Moreno; PEROTTI, M. G.; BONINO, M. F.; SCHULTE, J. A.; ABDALA, C. S.; CRUZ, F. B. Variation in body size and degree of melanism within a lizards clade: is it driven by latitudinal and climatic gradients?. **Journal of Zoology**, v. 295, n. 4, p. 243-253, 2014.

BENICIO, Ronildo Alves; MESQUISA, Paulo C. M. Dourado; CAVALCANTE, Vitor H. G. Lacerda; FONSECA, Mariluce Gonçalves. Répteis de uma região de ecótono no estado do Piauí, Nordeste do Brasil. **Gaia Scientia**, v. 9, n. 1, 2015.

BERGMANN, Carl Georg Lucas Christian. Über die Verhältnisse der wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse, **Göttinger Stud.**, v. 3, n. 1, p. 595-708, 1847.

BOGERT, Charles M. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. **Evolution**, v. 3, n. 3, p. 195-211, 1949.

BORGES-LEITE, Maria Juiana; RODRIGUES, João Fabrício Mota; BORGES-NOJOSA, Diva Maria Herpetofauna of a coastal region of northeastern Brazil. **Herpetology Notes**, v. 7, p. 405-413, 2014.

BUBADUÉ, Jamile de Moura; CÁCERES, N.; CARVALHO, R. dos Santos; MELORO, C. Ecogeographical variation in skull shape of South-American canids: abiotic or biotic processes?. **Evolutionary biology**, v. 43, n. 2, p. 145-159, 2016.

CAMPBELL, Howard W.; CHRISTMAN, Steven P. Field techniques for herpetofaunal community analysis. **Herpetological communities**, p. 193-200, 1982. Carvalho-Jr, E. A. R.;

CAMPOS, Carlos Eduardo Costa; LIMA, Jucivaldo Dias; LIMA, Janaína Reis Ferreira. Riqueza e composição de répteis Squamata (lagartos e anfisbenas) da Área de Proteção Ambiental da Fazendinha, Amapá, Brasil. **Biota Amazônia (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota)**, v. 5, n. 2, p. 84-90, 2015.

CARVALHO JR, Elildo Alves Ribeiro; LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E.; ALBERNAZ, A. L. K. Long-term effect of forest fragmentation on the Amazonian gekkonid lizards, *Coleodactylus amazonicus* and *Gonatodes humeralis*. **Austral Ecology**, v. 33, n. 6, p. 723-729, 2008.

CURTIS, John T. **The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities**. University of Wisconsin Press, 1959.

DEWITT, Thomas J.; SIH, Andrew; WILSON, David Sloan. Costs and limits of phenotypic plasticity. **Trends in ecology & evolution**, v. 13, n. 2, p. 77-81, 1998.

DUNHAM, A. E. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. **Lizard ecology**, p. 261-280, 1983.

ENDLER, John A. **Geographic variation, speciation, and clines**. Princeton University Press, 1977.

ENIANG, Edem A.; AMADI, Nioking; PETROZZI, Fabio; VIGNOLI, Leonardo; AKANI, Godfrey C.; LUISELLI, Luca. Inter-seasonal and inter-habitat variations in the diet of the African fire skink, *Lygosoma fernandi*, from southern Nigeria. **Amphibia-Reptilia**, v. 35, n. 3, p. 371-375, 2014.

FERNER, J. W. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, **Herpetological Circular**, v. 9, n. 1, 1979.

FUNCEME. 2016. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. Disponível em: <http://www.funceme.br>. Acesso em: 05 nov. 2016.

HOFFMANN, Ary A.; CHOWN, Steven L.; CLUSELLA-TRULLAS, Susana. Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they?. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 934-949, 2013.

HORVÁTHOVÁ, Terézia; COONEY, Christopher R.; FITZE, Patrick S.; OKSANEN, Tuula A.; JELIC, Dusan; GHIRA, Ioan; ULLER, Tobias; JANDZIK, David. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 8, p. 2424-2442, 2013.

HUEY, Raymond B. Physiological consequences of habitat selection. **The American Naturalist**, v. 137, p. S91-S115, 1991.

HUEY, Raymond B.; SLATKIN, Montgomery. Cost and benefits of lizard thermoregulation. **The Quarterly Review of Biology**, v. 51, n. 3, p. 363-384, 1976.

HUTCHINSON, G. Evelyn. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. *Mapa de biomas do Brasil: primeira aproximação*. Rio de Janeiro: Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: www.ibge.gov.br. Acesso em 10 nov. 2017.

IPECE, Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. 2016. **Perfil básico municipal: Trairi**.

KOLODIUK, Miguel Fernandes; RIBEIRO, Leonardo Barros; FREIRE, Eliza Maria Xavier. Diet and foraging behavior of two species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) in the Caatinga of northeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 5, n. 1, p. 35-44, 2010.

LLEWELYN, John; MACDONALD, Stewart L.; HATCHER, Amberlee; Moritz, Craig; PHILLIPS, Ben L. Intraspecific variation in climate-relevant traits in a tropical rainforest lizard. **Diversity and Distributions**, v. 22, n. 10, p. 1000-1012, 2016.

MACEDO, Lílían Cristina; BERNARDE, Paulo Sérgio; SHINYA-ABE, Augusto. Lagartos (Squamata: Lacertilia) em áreas de floresta e de pastagem em Espigão do Oeste, Rondônia, sudoeste da Amazônia, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 1, 2008.

MAGNAN, Pierre; RODRÍGUEZ, Marco A.; LEGENDRE, Pierre; LACASSE, Sylvain.

- Dietary variation in a freshwater fish species: relative contributions of biotic interactions, abiotic factors, and spatial structure. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 51, n. 12, p. 2856-2865, 1994.
- MANZANILLA, Jesus; PÉFAUR, Jaime E. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. **Revista de Ecología Latinoamericana**, v. 7, n. 1-2, p. 17-30, 2000.
- MELVILLE, Jane; SCHULTE, I. I.; JAMES, A. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. **Austral Ecology**, v. 26, n. 6, p. 660-669, 2001.
- MESQUITA, Daniel Oliveira; COLLI, Guarino Rinaldi. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of Cnemidophorus (Squamata, Teiidae). **Copeia**, v. 2003, n. 2, p. 285-298, 2003.
- MICHAEL, Damian R.; BANKS, Sam C.; PIGGOTT, Maxine P.; CUNNINGHAM, Ross B.; CRANE, Mason; MACGREGOR, Christopher; MCBURNEY, Lachlan; LINDENMAYER, David B. Geographical variation in body size and sexual size dimorphism in an Australian lizard, Boulenger's skink (*Morethia boulengeri*). **PLoS one**, v. 9, n. 10, p. e109830, 2014.
- MIRANDA, Jivanildo P.; ANDRADE, Gilda V. Seasonality in diet, perch use, and reproduction of the gecko *Gonatodes humeralis* from eastern Brazilian Amazon. **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 2, p. 433-438, 2003.
- MIRANDA, Jivanildo P.; COSTA, João Carlos Lopes; ROCHA, Carlos Frederico D. Reptiles from Lençóis Maranhenses National Park, Maranhão, northeastern Brazil. **ZooKeys**, n. 246, p. 51, 2012.
- MIRANDA, Jivanildo P.; RICCI-LOBÃO, Andréa; ROCHA, Carlos Frederico D. Influence of structural habitat use on the thermal ecology of *Gonatodes humeralis* (Squamata: Gekkonidae) from a transitional forest in Maranhão, Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 27, n. 1, p. 35-39, 2010.
- MORO, Marcelo Freire; MACEDO, Mariana B.; MOURA-FÉ, Marcelo M. de; CASTRO, Antônio Sérgio Farias; COSTA, Rafael C. da. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 66, n. 3, p. 717-743, 2015.
- NOGUEIRA, Cristiano; COLLI, Guarino R.; COSTA, Gabriel; MACHADO, Ricardo B. Diversidade de répteis Squamata e evolução do conhecimento faunístico no Cerrado. **Cerrado: conhecimento científico quantitativo como subsídio para ações de conservação. (DINIZ, I. R.; J. MARINHO-FILHO, J.; MACHADO, R. B.; CAVALCANTI, R. B. ed.)**. Editora UnB, Brasília, p. 333-375, 2010.
- NOGUEIRA, Cristiano; COLLI, Guarino R.; MARTINS, Marcio. Local richness and distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. **Austral Ecology**, v. 34, n. 1, p. 83-96, 2009.
- NOVOSOLOV, Maria; RODDA, Gordon H.; GAINSBURY, Alison M.; MEIRI, Shai. Dietary

niche variation and its relationship to lizard population density. *Journal of Animal Ecology*, v. 87, n. 1, p. 285-292, 2018.

NUNES, Josué Ribeiro da Silva. Comportamento de *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) em área perturbada. *Ecologia da Floresta*, p. 151, 2002.

ODA, Welton Yudi. Communal egg laying by *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) in Manaus primary and secondary forest areas. *Acta Amazonica*, v. 34, n. 2, p. 331-332, 2004.

ODA, Welton Yudi. Microhabitat utilization and population density of the lizard *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) in forest areas in Manaus, Amazon, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, v. 3, n. 2, p. 165-177, 2008.

ORTEGA, Zaida; PÉREZ-MELLADO, Valentín. Seasonal patterns of body temperature and microhabitat selection in a lacertid lizard. *Acta Oecologica*, v. 77, p. 201-206, 2016.

OUFIERO, Christopher E.; GARTNER, Gabriel E. A.; ADOLPH, Stephen C.; GARLAND, Theodore. Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution*, v. 65, n. 12, p. 3590-3607, 2011.

PASSOS, Daniel Cunha; LIMA-ARAUJO, Frede; MELO, A. C. Brasileiro; BORGES-NOJOSA, Diva Maria. New state record and distribution extension of the golden tegu *Tupinambis teguixin* (Linnaeus, 1758)(Squamata: Teiidae) to the Caatinga biome, northeastern Brazil. *Check List*, v. 9, n. 6, p. 1524-1526, 2013.

PASSOS, Daniel Cunha; ZANCHI, Djan; ROCHA, Carlos Frederico Duarte. Basking in shadows and climbing in the darkness: microhabitat use, daily activity and thermal ecology of the gecko *Phyllopezus periosus* Rodrigues, 1986. *Herpetozoa*, v. 25, n.3/4, 2013.

PIANKA, Eric R. The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, v. 4, n. 1, p. 53-74, 1973.

PRADO, Darién E. As caatingas da América do Sul. *Ecologia e conservação da Caatinga*, v. 2, p. 3-74, 2003.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2014. URL <http://www.R-project.org/>.

ROBERTO, Igor Joventino; PINTO, Thieres; SCHLICKMANN, Alcio; FRAGA, Andressa. From Amazonia to the semi-arid: the unexpected record of *Gonatodes humeralis* (Squamata: Sphaerodactylidae) for the Caatinga Biome. *Herpetol Notes*, v. 7, p. 309-311, 2014.

ROCHA, Carlos Frederico D.; SLUYS, Monique Van; VRCIBRADIC, Davor; KIEFER, Mara Cíntia; MENEZES, Vanderline Amaral de; SIQUEIRA, Carla da Costa. Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. *Oecologia Brasiliensis*, v. 13, n. 1, p. 115-131, 2009.

RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B.; FIGUEIREDO, M. A. Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico-ecossistema caatinga. *Brasília: Sociedade Botânica do Brasil*, v. 72, 1992.

SAGONAS, Kostas; MEIRI, Shai; VALAKOS, Efstratios D.; PAFILIS, Panayiotis. The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands. **Journal of Thermal Biology**, v. 38, n. 2, p. 92-97, 2013.

SALES, Raul F. D.; FREIRE, Eliza M. X. Diet and Foraging Behavior of *Ameivula ocellifera* (Squamata: Teiidae) in the Brazilian Semiarid Caatinga. **Journal of Herpetology**, v. 49, n. 4, p. 579-585, 2015.

SALES, Raul FD; RIBEIRO, Leonardo B.; FREIRE, Eliza MX. Feeding ecology of *Ameiva ameiva* in a caatinga area of northeastern Brazil. **The Herpetological Journal**, v. 21, n. 3, p. 199-207, 2011.

SCHOENER, Thomas W. Theory of feeding strategies. **Annual review of ecology and systematics**, v. 2, n. 1, p. 369-404, 1971.

SEEBACHER, Frank; WHITE, Craig R.; FRANKLIN, Craig E. Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 1, p. 61-66, 2015.

SIMPSON, Edward H. Measurement of diversity. **Nature**, 1949.

STEVENSON, R. D. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 102-117, 1985.

UETZ, P.; HOŠEK, J. 2017. The Reptile Database. Disponível em: <http://www.reptile-database.org>. Acesso em: 04 nov. 2017.

VANZOLINI, Paulo Emilio. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). **Arquivos de Zoologia**, v. 17, n. 1, p. 1-84, 1968.

VASCONCELLOS, Alexandre; ANDREAZZE, Ricardo; ALMEIDA, Adriana M.; ARAUJO, Helder F. P.; OLIVEIRA, Eduardo S.; OLIVEIRA, Uirandé. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n. 3, p. 471-476, 2010.

VINARSKI, M. V. On the applicability of Bergmann's rule to ectotherms: the state of the art. **Biology Bulletin Reviews**, v. 4, n. 3, p. 232-242, 2014.

VITT, Laurie J.; SOUZA, Robson A.; SARTORIUS, Shawn S.; AVILA-PIRES, T. C. S.; ESPÓSITO, Maria Cristina; Comparative ecology of sympatric Gonatodes (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. **Copeia**, v. 2000, n. 1, p. 83-95, 2000.

VITT, Laurie J. **The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil**. Oklahoma Museum of Natural History, 1995.

VITT, Laurie J.; COLLI, Guarino R. Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. **Canadian journal of zoology**, v. 72, n. 11, p. 1986-2008, 1994.

VITT, Laurie J.; ZANI, Peter A.; BARROS, André A. Monteiro de. Ecological variation

among populations of the gekkonid lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon Basin. **Copeia**, p. 32-43, 1997.

WEST-EBERHARD, Mary Jane. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 20, n. 1, p. 249-278, 1989.

WEST-EBERHARD, Mary Jane. **Developmental plasticity and evolution**. Oxford University Press, 2003.

WHITTAKER, Robert H.; LEVIN, Simon A.; ROOT, Richard B. Niche, habitat, and ecotope. **The American Naturalist**, v. 107, n. 955, p. 321-338, 1973.

YANG, Hongsheng; YUAN, Xiutang; ZHOU, Yi; MAO, Yuze; ZHANG, Tao; LIU, Ying. Effects of body size and water temperature on food consumption and growth in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) with special reference to aestivation. **Aquaculture Research**, v. 36, n. 11, p. 1085-1092, 2005.

3 MANUSCRITO 2

A AMEAÇA DA PERDA DE HÁBITAT PARA *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855) (SQUAMATA: SPHAERODACTILIDAE) NA REGIÃO COSTEIRA DO CEARÁ

RESUMO

A paisagem das zonas litorâneas do Nordeste brasileiro tem passado por uma crescente modificação, graças à exploração humana, que pode ameaçar as populações animais que aí vivem. Recentemente, foi registrada a ocorrência da espécie *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855) em área de vegetação litorânea do Ceará, uma região onde a exploração energética está em ascensão. Tendo em vista a ameaça da perda e alteração de hábitat nesta região costeira do Brasil, objetivou-se investigar efeitos da qualidade do hábitat sobre a densidade populacional de *G. humeralis*. As abundâncias da espécie foram comparadas entre duas áreas em diferentes níveis de conservação. Além disso, foram investigados parâmetros estruturais, tais como a densidade de árvores, número de troncos e galhos caídos e circunferência dos troncos nas duas áreas. Foi identificado maior abundância da espécie na área mais conservada, embora as características estruturais investigadas não tenham diferido significativamente entre as áreas. Outras características devem atuar mais fortemente na determinação da densidade populacional de *G. humeralis*.

Palavras-chave: Densidade populacional. Desmatamento. Conservação.

ABSTRACT

The landscape of the coastal areas of the Northeast of Brazil has undergone a growing modification, thanks to the human exploitation, that can threaten the animal populations that live there. Recently, the occurrence of *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855) has been recorded in an area of coastal vegetation in Ceará, a region where energy exploration is on the rise. Considering the threat of habitat loss and alteration in this coastal region of Brazil, the objective was to investigate the effects of habitat quality on the population density of *G. humeralis*. The abundances of the species were compared between two areas at different conservation levels. In addition, structural parameters such as tree density, number of trunks and fallen branches and circumference of trunks in both areas were investigated. Greater

abundance of the species was identified in the more conserved area, although the structural characteristics investigated did not differ significantly between the areas. Other characteristics should act more strongly in determining the population density of *G. humeralis*.

Keywords: Population density. Deforestation. Conservation.

3.1 Introdução

Dentre os impactos negativos causados pela fragmentação de hábitat está o aumento do efeito de borda, recentemente apontado como um dos principais responsáveis pelas abundâncias reduzidas de vertebrados florestais (LAURANCE et al., 1997; PFEIFER et al., 2017). A fragmentação do hábitat, no entanto, por si só pode não explicar o decréscimo populacional de uma espécie ou sua ausência em determinado local. Nesses casos, é necessário recorrer à qualidade do hábitat para entender a dinâmica da população (HORNE, 1983; DIAZ, 2000). Desta forma, a fragmentação e a perda de qualidade de hábitats são ameaças à biodiversidade global (DIAZ, 2000; MYERS et al., 2000).

A região costeira do nordeste brasileiro tem sofrido uma intensificação dos processos de fragmentação e alteração da qualidade de hábitat pela implantação de usinas eólicas (ARAÚJO, 2016). No estado do Ceará em 2016 foram instaladas 21 novas usinas, ficando atrás apenas do Rio Grande do Norte, com 25 usinas (ABEEÓLICA, 2016). Dentre os impactos de instalação, destacam-se o desmatamento e a fragmentação das matas de tabuleiros pré-litorâneos para criação de vias de acesso aos aerogeradores (MEIRELES, 2011).

Em um trabalho realizado anteriormente à instalação de usinas eólicas no município de Trairi, a espécie *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855) teve seu primeiro registro para uma região sob domínio de Caatinga, no estado do Ceará (ROBERTO et al., 2014). Este lagarto subarborícola de pequeno porte, predominantemente amazônico e de baixa capacidade dispersiva, também pode ser encontrado no Cerrado (ÁVILA-PIRES, 1995; CARVALHO-JR et al., 2008). No estado do Maranhão foi registrado em área de transição entre os biomas, Amazônia, Cerrado e Caatinga (MIRANDA; COSTA; ROCHA, 2012), e no Piauí esteve restrito à vegetação do tipo Floresta Estacional Semidecidual, também em área de ecótono (BENICIO et al., 2015).

Já no Ceará, seu registro é pontual, com população encontrada na região costeira do estado, até o momento apenas no município de Trairi, onde parece estar isolada das demais populações (ROBERTO et al., 2014). Vale destacar que a espécie não foi amostrada em

inventários realizados em diferentes fitofisionomias ao longo do bioma Caatinga, ou mesmo nos brejos de altitude (RODRIGUES, 2003; BORGES-NOJOSA; CARAMASCHI, 2003; RIBEIRO et al., 2009; LOEBMANN; HADDAD, 2010; BORGES-LEITE; RODRIGUES; BORGES-NOJOSA, 2014; PEDROSA et al., 2014; SOUZA et al., 2014). Isso mostra o quão limitada parece estar a distribuição da espécie na região nordeste, embora ocorra em uma densidade considerável onde foi registrada (ROBERTO et al., 2014).

A vulnerabilidade desta espécie à fragmentação de hábitat foi confirmada em estudo com população amazônica, que revelou que sua densidade populacional depende do tamanho de fragmentos onde ocorre e da distância desse fragmento a uma área de mata contínua adjacente (CARVALHO-JR et al., 2008). Considerando-se o histórico de crescente uso e ocupação dos territórios litorâneos na região onde este lagarto ocorre no Ceará, acredita-se que a conservação da espécie esteja comprometida. Portanto, buscou-se investigar efeitos da qualidade do hábitat sobre a densidade populacional de *G. humeralis* em duas áreas do tipo Complexo Vegetacional Costeiro, que recebe uma forte influência do domínio de Caatinga no estado do Ceará. Pretende-se compreender se a densidade populacional da espécie varia com as diferenças entre parâmetros estruturais do ambiente, como a densidade de árvores, o número de troncos e galhos caídos e a circunferência média dos troncos. Desta forma, contribuir com a conservação dos fragmentos de mata que ainda resistem à ação antrópica e servem de abrigo para espécies florestais.

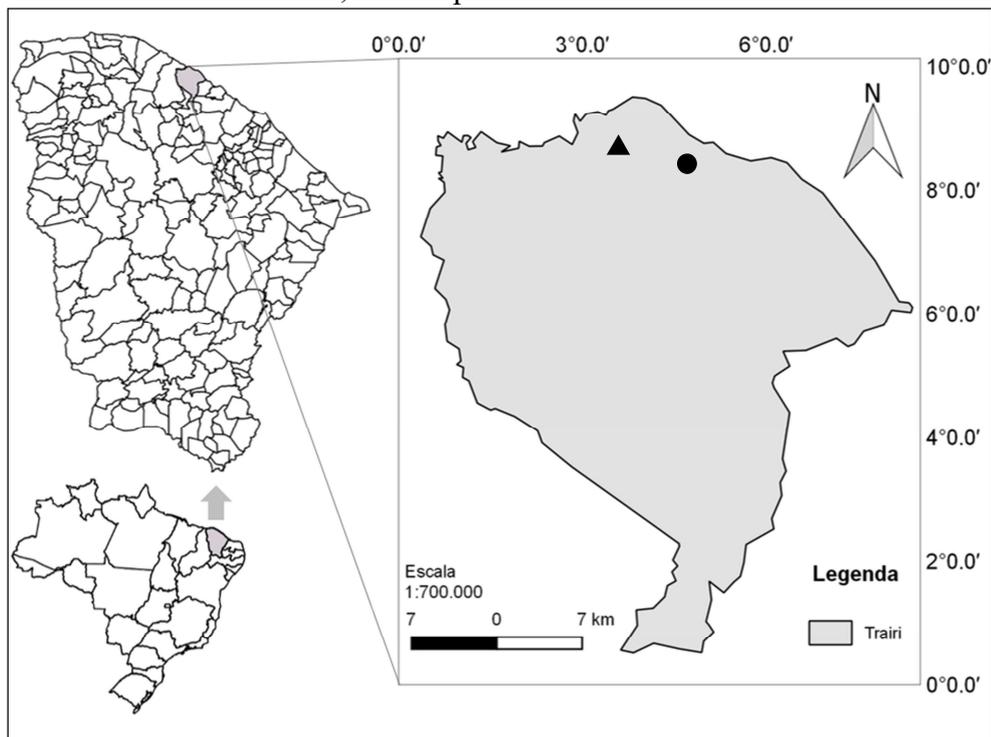
3.2 Material e métodos

3.2.1 Área de estudo

O trabalho foi realizado no município de Trairi, no estado do Ceará, com coletas realizadas em duas áreas distantes entre si aproximadamente 3 km (Figura 10). A região está localizada em tabuleiros pré-litorâneos, sob domínio de Caatinga, com fitofisionomia caracterizada como Complexo Vegetacional Costeiro e clima do tipo Tropical Quente Semiárido Brando (MORO et al., 2015; IPECE, 2016). Enquanto uma das áreas, a mais conservada, encontra-se afastada das comunidades locais (3°13'10"S, 39°19'25"O) e compreende uma extensão de 23,5 ha, a outra, menos conservada, está localizada próximo às regiões habitadas (03°12'25"S, 039°22'20"O), com cerca de 6,7 ha de área. Além disso, sofre interferência humana direta através da fragmentação pela abertura de trilhas e passagem constante de moradores da região, bem como a proximidade de estradas e descarte de lixo nas

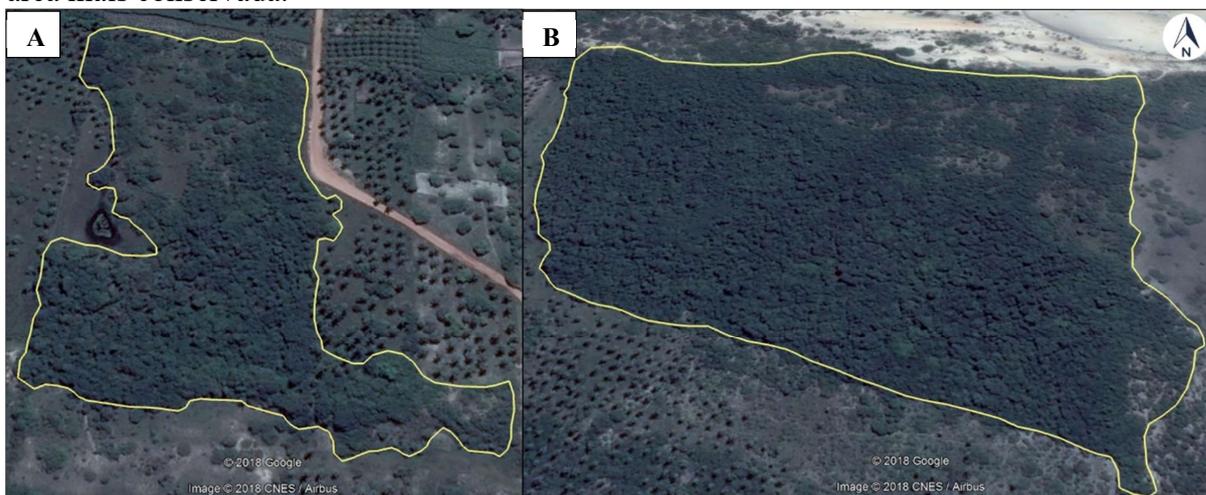
imediações da mata. Apesar da considerável diferença de tamanho as áreas apresentam perímetro relativamente semelhante, devido à irregularidade de seu formato: aproximadamente 2 km e 1,5 km, respectivamente (Figura 11 e 12).

Figura 10 – Mapa de localização do município de Trairi com os pontos de coleta em destaque: triângulo – área menos conservada; círculo preto – área mais conservada.



Fonte: Elaborada pelo autor.

Figura 11 – Imagens de satélite em escala de visualização proporcional entre as duas localidades com o desenho das áreas amostrais em amarelo: (A) área menos conservada e (B) área mais conservada.



Fonte: Google Earth, versão 7.3.0.

Figura 12 – Interior da floresta das áreas de coleta: (A) menos conservada e (B) mais conservada.



Fonte: Francisco Robson Carvalho de Oliveira.

3.2.2 Coleta de dados

Para analisar diferenças quanto aos parâmetros estruturais das duas áreas foram estabelecidas 10 parcelas de 5 m X 5 m em cada uma das áreas, totalizando uma área amostrada equivalente a 250 m². Em cada parcela foram contabilizados todos os troncos e galhos caídos, bem como a quantidade de arbustos e árvores com, pelo menos, 5 cm de Circunferência à Altura do Solo (CAS) e um metro de altura. Cada um dos indivíduos arbustivos ou arbóreos que obedeceram a este critério de inclusão tiveram suas medidas de CAS mensuradas com fita métrica (resolução de 1 cm). Estes parâmetros foram escolhidos por constituírem os principais microhábitats utilizados por *G. humeralis* (VITT; ZANI; BARROS, 1997; VITT et al., 2000; ODA, 2008).

A amostragem de lagartos ocorreu pelo método de busca ativa limitada por tempo, com intervalos de 30 minutos distribuídos ao longo do dia, procurando os animais nos mais diversos microambientes disponíveis (CAMPBELL; CHRISTMAN, 1982; MANZANILLA; PÉFAUR, 2000). As coletas ocorreram em março e outubro de 2017, totalizando um esforço amostral de 48 horas/homem/área de estudo, igualmente distribuídas entre os dois períodos de coleta. Prezou-se por realizar cada intervalo de busca em pontos distintos da mata a fim de amostrar o máximo de área ao longo de cada ponto de coleta e os animais capturados foram marcados com tinta atóxica para evitar reamostragem.

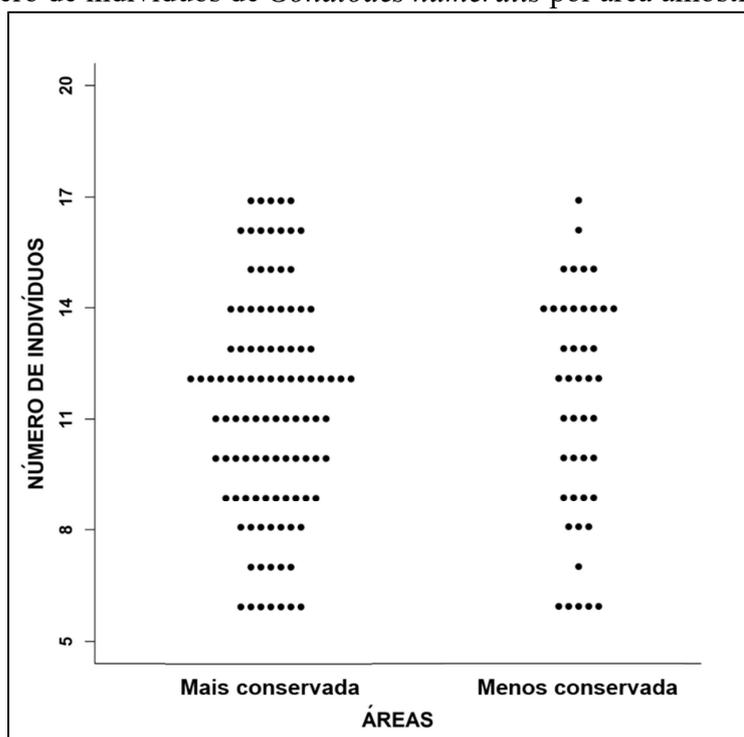
3.2.3 Análises

Não havendo atendido aos critérios de normalidade e homocedasticidade dos dados através do teste de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente, mesmo após a logaritmização dos dados, optou-se por realizar testes não paramétricos. A comparação das abundâncias de *G. humeralis* entre as duas áreas de coleta foi realizada através do teste Wilcoxon-Mann-Whitney. A densidade de árvores, número de troncos e galhos caídos e CAS média foram comparadas entre as duas áreas também através do teste Wilcoxon-Mann-Whitney. As análises estatísticas foram realizadas em ambiente R (R Core Team, 2015), considerando como valor de significância $p < 0,05$.

3.3 Resultados

O número de indivíduos da espécie *G. humeralis* diferiu significativamente entre as áreas de coleta (Mann-Whitney U -test = 9, $p < 0,001$). Foram amostrados 149 indivíduos, sendo 60 indivíduos adultos do sexo masculino, 48 do sexo feminino, 28 juvenis e 13 os quais o sexo não foi definido. Na área mais conservada foi encontrado um total de 105 indivíduos, enquanto na área menos conservada foram encontrados apenas 44 (Figura 13).

Figura 13 – Número de indivíduos de *Gonatodes humeralis* por área amostrada em Trairi, CE.



Fonte: Elaborada pelo autor.

No entanto, os parâmetros estruturais investigados neste estudo não apresentaram diferença significativa: (i) número de troncos e galhos caídos (Mann-Whitney U -test = 44, $p = 0,6717$); (ii) quantidade de arbustos e árvores (Mann-Whitney U -test = 44,5, $p = 0,7051$); (iii) CAS média (Mann-Whitney U -test = 42, $p = 0,5708$). Estes resultados sugerem que a abundância reduzida de *G. humeralis* na área menos conservada não é afetada diretamente pelos fatores investigados neste estudo.

3.4 Discussão

Resultados semelhantes foram encontrados para populações amazônicas de *G. humeralis* por Carvalho-Jr et al. (2008), que demonstraram que a densidade de árvores ou mesmo a disponibilidade de alimento não são determinantes para a ocorrência da espécie ou sua densidade populacional. Os indivíduos utilizam as árvores vivas como principal hábitat (VITT; ZANI; BARROS, 1997; VITT et al., 2000; ODA, 2008), sendo encontrados em troncos com aproximadamente 40 cm de circunferência aos 50 cm de altura (MIRANDA; ANDRADE, 2003; ODA, 2008; MIRANDA; RICCI-LOBÃO; ROCHA, 2010). Ou seja, são típicos de áreas de floresta, embora exista, pelo menos, uma população em zona periantrópica no Equador (VITT; ZANI; BARROS, 1997).

A distância entre o fragmento onde ocorre *G. humeralis* e a área de mata contínua mais próxima é o fator que exerce efeito mais negativo sobre as populações desta espécie de baixo poder dispersivo e suas flutuações demográficas são mais afetadas pelo pequeno tamanho populacional do que pela falta de recursos ótimos (CARVALHO-JR et al., 2008). Para realizar previsões seguras sobre sua probabilidade de extinção devido a baixa densidade em áreas vulneráveis seria necessário investigar a força da dependência de densidade para a espécie em questão (MUGABO et al., 2013). O que se sabe é que, para algumas espécies de lagartos, a baixa densidade apresenta efeitos variáveis e, quase sempre negativos, sobre a demografia populacional (MASSOT et al., 1992; MUGABO et al., 2013). Assim, áreas com baixa densidade de *G. humeralis* podem estar fadadas à sua extinção local, uma vez que diminuem as interações coespecíficas fundamentais à manutenção da espécie (COURCHAMP; CLUTTON-BROCK; GRENFELL, 1999).

Em Trairi-CE, o fato da floresta menos conservada estar localizada nas proximidades de comunidades locais potencializa ainda mais os riscos de danos à área. A área de Complexo Vegetacional Costeiro do Nordeste brasileiro se encontra sobre influência do bioma Caatinga, e as populações humanas que aí vivem têm a prática de desmatamento

historicamente consolidada (BRASIL, 2011). Na região litorânea, além das motivações para o desmatamento comuns à toda região Nordeste que são, basicamente, abastecimento energético e agropecuária (ALVES; ARAÚJO; NASCIMENTO, 2009; ALMEIDA, 2010), existe ainda a expansão das áreas ocupadas por especulação territorial sob influência turística. Além dos impactos diretos sobre as populações animais ocasionados pela supressão vegetal da região pré-litorânea, podem ser identificados outros efeitos, como a erosão da zona costeira (ADDAD; MARTINS-NETO, 2000).

3.5 Considerações finais

A abundância de *Gonatodes humeralis* em área de Complexo Vegetacional Costeiro varia entre áreas com diferentes níveis de conservação da floresta. No entanto, parâmetros estruturais como a disponibilidade de troncos e galhos caídos como potenciais microhabitats, bem como a quantidade de arbustos e árvores e a circunferência de seus troncos não podem ser evocados para explicar tal variação nas populações animais. As áreas estudadas neste trabalho, apesar de possuírem características distintas entre si, não apresentam diferenças para os parâmetros estruturais investigados. Ainda assim foi possível perceber diferenças significativas quanto às abundâncias do pequeno lagarto nas diferentes áreas. Logo, é possível inferir que outras características sejam as responsáveis pela determinação de sua densidade populacional e o conhecimento do efeito destas características sobre a biologia da espécie é imprescindível para a proposição de medidas de conservação da espécie.

Referências

- ABEEOLICA. 2016. Boletim de dados. Associação Brasileira de Energia Eólica. Brasília: ABEEOLICA. Disponível em: <http://www.abeeolica.org.br/dados-abeeolica/>. Acesso em: 13 nov. 2017.
- ADDAD, J.; MARTINS-NETO, M. A. Deforestation and coastal erosion: A case from East Brazil. **Journal of Coastal Research**, p. 423-431, 2000.
- ALMEIDA, Edmilson Ewerton Ramos de. O tombamento da caatinga como ato humanitário-protetivo à cultura nordestina. **Revista Jurídica Orbis**, v. 2, n. 2, 2010.
- ALVES, Jose Jakson Amancio; ARAÚJO, Maria Aparecida de; NASCIMENTO, Sebastiana Santos do. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, v. 22, n. 3, 2009.
- ARAÚJO, Júlio César Holanda. Entre expropriações e resistências: a implementação de

parques eólicos na Zona Costeira do Ceará, Brasil. **Cadernos do CEAS: Revista crítica de humanidades**, n. 237, p. 327-346, 2016.

AVILA-PIRES, Teresa C. S. Lizards of brazilian amazonia (Reptilia: Squamata). **Zoologische verhandeligen**, v. 299, n. 1, p. 1-706, 1995.

BENICIO, Ronildo Alves; MESQUISA, Paulo C. M. Dourado; CAVALCANTE, Vitor H. G. Lacerda; FONSECA, Mariluce Gonçalves. Répteis de uma região de ecótono no estado do Piauí, Nordeste do Brasil. **Gaia Scientia**, v. 9, n. 1, 2015.

BORGES-LEITE, Maria Juiana; RODRIGUES, João Fabrício Mota; BORGES-NOJOSA, Diva Maria Herpetofauna of a coastal region of northeastern Brazil. **Herpetology Notes**, v. 7, p. 405-413, 2014.

BORGES-NOJOSA, Diva Maria; CARAMASCHI, Ulisses. Composição e análise comparativa da diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata) dos brejos nordestinos. **Ecologia e conservação da Caatinga. Recife: UFPE**, p. 489-540, 2003.

BRASIL. 2011. Ministério do Meio Ambiente Subsídios para a elaboração do plano de ação para a prevenção e controle do desmatamento na Caatinga / Ministério do Meio Ambiente. - Brasília. 128 p.

CAMPBELL, Howard W.; CHRISTMAN, Steven P. Field techniques for herpetofaunal community analysis. **Herpetological communities**, p. 193-200, 1982. Carvalho-Jr, E. A. R.;

CARVALHO JR, Elildo Alves Ribeiro; LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E.; ALBERNAZ, A. L. K. Long-term effect of forest fragmentation on the Amazonian gekkonid lizards, *Coleodactylus amazonicus* and *Gonatodes humeralis*. **Austral Ecology**, v. 33, n. 6, p. 723-729, 2008.

COURCHAMP, Franck; CLUTTON-BROCK, Tim; GRENFELL, Bryan. Inverse density dependence and the Allee effect. **Trends in ecology & evolution**, v. 14, n. 10, p. 405-410, 1999.

DÍAZ, José A.; CARBONELL, Roberto; VIRGÓS, Emilio; SANTOS, Tomás. Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammotrogon algirus*. In: **Animal Conservation forum**. Cambridge University Press, 2000. v. 3, n. 3, p. 235-240.

IPECE, Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. 2015. **Perfil básico municipal: Trairi**.

LAURANCE, William F.; BIERREGAARD-JR, Richard O.; GASCON, Claude; DIDHAM, Raphael K.; SMITH, Andrew P.; LYNAM, Antony J.; VIANA, Virgílio M.; LOVEJOY, Thomas E.; SIEVING, Kathryn E.; SITES-JR, Jack W.; ANDERSEN, Mark; TOCHER, Mandy D.; KRAMER, Elizabeth A.; RESTREPO, Carla; MORITZ, Craig. Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. (Org.) **Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 502-14.

LOEBMANN, Daniel; HADDAD, Célio Fernando Baptista. Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 227-256, 2010.

MANZANILLA, Jesus; PÉFAUR, Jaime E. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. **Revista de Ecología Latinoamericana**, v. 7, n. 1-2, p. 17-30, 2000.

MASSOT, Manuel; CLOBERT, Jean; PILORGE, Thierry; LECOMTE, Jane; BARBAULT, Robert. Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation. **Ecology**, v. 73, n. 5, p. 1742-1756, 1992.

MEIRELES, A. J. de A. 2011. Danos socioambientais originados pelas usinas eólicas nos campos de dunas do Nordeste brasileiro e critérios para definição de alternativas locais. **Confins**, (11). Disponível em: <http://confins.revues.org/6970>. Acesso em: 31 out. 2017.

MIRANDA, Jivanildo P.; ANDRADE, Gilda V. Seasonality in diet, perch use, and reproduction of the gecko *Gonatodes humeralis* from eastern Brazilian Amazon. **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 2, p. 433-438, 2003.

MIRANDA, Jivanildo P.; COSTA, João Carlos Lopes; ROCHA, Carlos Frederico D. Reptiles from Lençóis Maranhenses National Park, Maranhão, northeastern Brazil. **ZooKeys**, n. 246, p. 51, 2012.

MIRANDA, Jivanildo P.; RICCI-LOBÃO, Andréa; ROCHA, Carlos Frederico D. Influence of structural habitat use on the thermal ecology of *Gonatodes humeralis* (Squamata: Gekkonidae) from a transitional forest in Maranhão, Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 27, n. 1, p. 35-39, 2010.

MORO, Marcelo Freire; MACEDO, Mariana B.; MOURA-FÉ, Marcelo M. de; CASTRO, Antônio Sérgio Farias; COSTA, Rafael C. da. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 66, n. 3, p. 717-743, 2015.

MUGABO, Marianne; PERRET, Samuel; LEGENDRE, Stéphane; GALLIARD, Jean-François Le. Density-dependent life history and the dynamics of small populations. **Journal of animal ecology**, v. 82, n. 6, p. 1227-1239, 2013.

MYERS, Norman; MITTERMEIER, Russell A.; MITTERMEIER, Cristina G.; FONSECA, Gustavo A. B. da; KENT, Jennifer. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

ODA, Welton Yudi. Microhabitat utilization and population density of the lizard *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) in forest areas in Manaus, Amazon, Brazil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 3, n. 2, p. 165-177, 2008.

PEDROSA, Isabella M. M. de C.; COSTA, Taís Borges; FARIA, Renato Gomes; FRANÇA, Frederico G. Rodrigues; LARANJEIRAS, Daniel Orsi; OLIVEIRA, Thiago C. S. Pereira de;

PALMEIRA, Cristiane N. Silva; TORQUATO, Selma; MOTT, Tami; VIEIRA, Gustavo H. Calazans; GARDA, Adrian Antonio. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 4, 2014.

PFEIFER, M.; LEFEBVRE, V.; PERES, C. A.; BANKS-LEITE, C.; WEARN, O. R.; MARSH, C. J.; BUTCHART, S. H. M.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; BARLOW, J.; CERESO, A.; CISNEROS, L.; D'CRUZE, N; FARIA, D.; HADLEY, A.; HARRIS, S. M.; KLINGBEIL, B. T.; KORMANN, U.; LENS, L.; MEDINA-RANGEL, G. F.; MORANTE-FILHO, J. C.; OLIVIER, P.; PETERS, S. L.; PIDGEON, A.; RIBEIRO, D. B.; SCHERBER, C.; SCHNEIDER-MAUNOURY, L.; STRUEBIG, M.; URBINA-CARDONA, N.; WATLING, J. I.; WILLIG, M. R.; WOOD, E. M.; EWERS, R. M. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. **Nature**, v. 551, n. 7679, p. 187, 2017.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2014. Disponível em: <http://www.R-project.org/>. Acesso em: 13 jul. 2016.

RIBEIRO, Samuel Cardozo; FERREIRA, Felipe Silva; BRITO, Samuel Vieira; SANTANA, Gindomar Gomes; VIEIRA, Washington Luiz Silva; NÓBREGA, Rômulo Romeu; ALMEIDA, Waltécio Oliveira. The squamata fauna of the Chapada do Araripe, Northeastern Brazil. **Cadernos de Cultura e Ciência**, v. 1, n. 1, 2009.

ROBERTO, Igor Joventino; PINTO, Thieres; SCHLICKMANN, Álcio; FRAGA, Andressa. From Amazonia to the semi-arid: the unexpected record of *Gonatodes humeralis* (Squamata: Sphaerodactylidae) for the Caatinga Biome. **Herpetol Notes**, v. 7, p. 309-311, 2014.

RODRIGUES, Miguel Trefaut. Herpetofauna da caatinga. **Ecologia e conservação da Caatinga**, v. 4, p. 181-236, 2003.

SOUZA, Kariny de; COELHO, Rafael D. Fernandes; SOBRINHO, Camila Pimentel; NASCIMENTO, Joana Paula Bispo; GOGLIATH, Melissa; RIBEIRO, Leonardo Barros. Fauna de lagartos de habitats de Caatinga do Campus Ciências Agrárias da Universidade Federal Do Vale Do São Francisco, Petrolina-Pe, Brasil. **Revista Brasileira de Zootecias**, v. 15, n. 1, 2, 3, 2014.

VITT, Laurie J.; SOUZA, Robson A.; SARTORIUS, Shawn S.; AVILA-PIRES, T. C. S.; ESPÓSITO, Maria Cristina; Comparative ecology of sympatric *Gonatodes* (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. **Copeia**, v. 2000, n. 1, p. 83-95, 2000.

VITT, Laurie J.; ZANI, Peter A.; BARROS, André A. Monteiro de. Ecological variation among populations of the gekkonid lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon Basin. **Copeia**, p. 32-43, 1997.

4 CONCLUSÃO

A espécie *Gonatodes humeralis* apresenta variação geográfica no tamanho corpóreo, na temperatura do corpo, na exploração do ambiente e também na alimentação.

Quando comparado às populações amazônicas, os animais desta espécie que vivem em área de Complexo Vegetacional Costeiro no Nordeste do Brasil: apresentam tamanho corpóreo reduzido; possuem elevada temperatura corpórea; usam troncos de árvores mais grossos em pontos mais próximos do solo; e se alimentam de forma mais generalista.

Existe uma conservação no período de atividade entre as populações, embora seja notável uma maior amplitude de nicho temporal na população estudada. O nicho trófico também é mais amplo na população de Trairi, enquanto a dimensão de nicho espacial é variável entre as localidades.

Por se tratar de uma espécie tipicamente florestal, o estado de conservação das florestas pode interferir na sua densidade populacional. A abundância de *G. humeralis* em fragmentos de Complexo Vegetacional Costeiro é negativamente relacionado ao grau de conservação dos fragmentos de floresta. Este fato é um indicativo da sensibilidade da espécie à modificação do ambiente, algo que tem ocorrido indiscriminadamente ao longo do litoral nordestino.

Os resultados encontrados neste trabalho contribuem para o entendimento das variações nos atributos biológicos entre populações da mesma espécie, revelando distintos traços morfológicos, ecológicos e comportamentais variáveis entre populações de uma espécie de lagarto florestal. Além disso, os achados deste estudo descrevem pela primeira vez aspectos autoecológicos de *G. humeralis* de uma população no extremo leste de sua distribuição, ampliando a compreensão sobre sua atividade diária, uso do ambiente e ecologia trófica. Tais conhecimentos podem ser aplicados em benefício da conservação desta e das demais espécies que vivem em áreas de floresta situadas no domínio Caatinga, bem como reforça algumas interpretações ecológicas sobre a variação geográfica conduzida por fatores bióticos e abióticos entre localidades de ocorrência de uma mesma espécie.

REFERÊNCIAS

- ABEEOLICA. 2016. Boletim de dados. Associação Brasileira de Energia Eólica. Brasília: **ABEEOLICA**. Disponível em: <http://www.abeeolica.org.br/dados-abeeolica/>. Acesso em: 13 nov. 2017.
- AB'SÁBER, Aziz Nacib. O Domínio dos Sertões Secos. **Os Domínios de Natureza no Brasil – Potencialidades Paisagísticas**, p. 83-100, 2003.
- AB'SÁBER, Aziz Nacib; MARIGO, Luiz Claudio. **Ecosistemas do Brasil**. Metalivros, 2006.
- ADDAD, J.; MARTINS-NETO, M. A. Deforestation and coastal erosion: A case from East Brazil. **Journal of Coastal Research**, p. 423-431, 2000.
- ALMEIDA, Edmilson Ewerton Ramos de. O tombamento da caatinga como ato humanitário-protetivo à cultura nordestina. **Revista Jurídica Orbis**, v. 2, n. 2, 2010.
- ALVES, Jose Jakson Amancio; ARAÚJO, Maria Aparecida de; NASCIMENTO, Sebastiana Santos do. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, v. 22, n. 3, 2009.
- ARAÚJO, Júlio César Holanda. Entre expropriações e resistências: a implementação de parques eólicos na Zona Costeira do Ceará, Brasil. **Cadernos do CEAS: Revista crítica de humanidades**, n. 237, p. 327-346, 2016.
- ASHTON, Kyle G. Do amphibians follow Bergmann's rule?. **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, n. 4, p. 708-716, 2002.
- ASHTON, Kyle G.; FELDMAN, Chris R. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. **Evolution**, v. 57, n. 5, p. 1151-1163, 2003.
- AURICCHIO, Paulo; SALOMÃO, M. da G. Técnicas de coleta e preparação de vertebrados para fins científicos e didáticos. **Instituto Pau Brasil de História Natural, São Paulo**, p. 77-123, 2002.
- AVILA-PIRES, Teresa C. S. Lizards of brazilian amazonia (Reptilia: Squamata). **Zoologische verhandeligen**, v. 299, n. 1, p. 1-706, 1995.
- AZÓCAR, Débora Lina Moreno; PEROTTI, M. G.; BONINO, M. F.; SCHULTE, J. A.; ABDALA, C. S.; CRUZ, F. B. Variation in body size and degree of melanism within a lizards clade: is it driven by latitudinal and climatic gradients?. **Journal of Zoology**, v. 295, n. 4, p. 243-253, 2014.
- BARLOW, George W. Causes and significance of morphological variation in fisher. **Systematic Zoology**, v. 10, n. 3, p. 105-117, 1961.
- BENICIO, Ronildo Alves; MESQUISA, Paulo C. M. Dourado; CAVALCANTE, Vitor H. G. Lacerda; FONSECA, Mariluce Gonçalves. Répteis de uma região de ecótono no estado do Piauí, Nordeste do Brasil. **Gaia Scientia**, v. 9, n. 1, 2015.
- BERGMANN, Carl Georg Lucas Christian. Über die Verhältnisse der wärmeökonomie der

- Thiere zu ihrer Grösse, **Göttinger Stud.**, v. 3, n. 1, p. 595-708, 1847.
- BOGERT, Charles M. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. **Evolution**, v. 3, n. 3, p. 195-211, 1949.
- BORGES-LEITE, Maria Juiana; RODRIGUES, João Fabrício Mota; BORGES-NOJOSA, Diva Maria Herpetofauna of a coastal region of northeastern Brazil. **Herpetology Notes**, v. 7, p. 405-413, 2014.
- BORGES-NOJOSA, Diva Maria; CARAMASCHI, Ulisses. Composição e análise comparativa da diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata) dos brejos nordestinos. **Ecologia e conservação da Caatinga. Recife: UFPE**, p. 489-540, 2003.
- BRASIL. 2011. Ministério do Meio Ambiente Subsídios para a elaboração do plano de ação para a prevenção e controle do desmatamento na Caatinga / Ministério do Meio Ambiente. - Brasília. 128 p.
- BUBADUÉ, Jamile de Moura; CÁCERES, N.; CARVALHO, R. dos Santos; MELORO, C. Ecogeographical variation in skull shape of South-American canids: abiotic or biotic processes?. **Evolutionary biology**, v. 43, n. 2, p. 145-159, 2016.
- CAMPBELL, Howard W.; CHRISTMAN, Steven P. Field techniques for herpetofaunal community analysis. **Herpetological communities**, p. 193-200, 1982. Carvalho-Jr, E. A. R.;
- CAMPOS, Carlos Eduardo Costa; LIMA, Jucivaldo Dias; LIMA, Janaína Reis Ferreira. Riqueza e composição de répteis Squamata (lagartos e anfisbenas) da Área de Proteção Ambiental da Fazendinha, Amapá, Brasil. **Biota Amazônia (Biote Amazonie, Biota Amazonia, Amazonian Biota)**, v. 5, n. 2, p. 84-90, 2015.
- CARVALHO JR, Elildo Alves Ribeiro; LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E.; ALBERNAZ, A. L. K. Long-term effect of forest fragmentation on the Amazonian gekkonid lizards, *Coleodactylus amazonicus* and *Gonatodes humeralis*. **Austral Ecology**, v. 33, n. 6, p. 723-729, 2008.
- COURCHAMP, Franck; CLUTTON-BROCK, Tim; GRENFELL, Bryan. Inverse density dependence and the Allee effect. **Trends in ecology & evolution**, v. 14, n. 10, p. 405-410, 1999.
- CURTIS, John T. **The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities**. University of Wisconsin Press, 1959.
- DEWITT, Thomas J.; SIH, Andrew; WILSON, David Sloan. Costs and limits of phenotypic plasticity. **Trends in ecology & evolution**, v. 13, n. 2, p. 77-81, 1998.
- DÍAZ, José A.; CARBONELL, Roberto; VIRGÓS, Emilio; SANTOS, Tomás. Effects of forest fragmentation on the distribution of the lizard *Psammmodromus algirus*. In: **Animal Conservation forum**. Cambridge University Press, 2000. v. 3, n. 3, p. 235-240.
- DUNHAM, A. E. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific

competition. **Lizard ecology**, p. 261-280, 1983.

ENDLER, John A. **Geographic variation, speciation, and clines**. Princeton University Press, 1977.

ENIANG, Edem A.; AMADI, Nioking; PETROZZI, Fabio; VIGNOLI, Leonardo; AKANI, Godfrey C.; LUISELLI, Luca. Inter-seasonal and inter-habitat variations in the diet of the African fire skink, *Lygosoma fernandi*, from southern Nigeria. **Amphibia-Reptilia**, v. 35, n. 3, p. 371-375, 2014.

FERNER, J. W. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, **Herpetological Circular**, v. 9, n. 1, 1979.

FUNCEME. 2016. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. Disponível em: <http://www.funceme.br> . Acesso em: 05 nov. 2016.

HOFFMANN, Ary A.; CHOWN, Steven L.; CLUSELLA-TRULLAS, Susana. Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they?. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 934-949, 2013.

HORVÁTHOVÁ, Terézia; COONEY, Christopher R.; FITZE, Patrick S.; OKSANEN, Tuula A.; JELIC, Dusan; GHIRA, Ioan; ULLER, Tobias; JANDZIK, David. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 8, p. 2424-2442, 2013.

HUEY, Raymond B. Physiological consequences of habitat selection. **The American Naturalist**, v. 137, p. S91-S115, 1991.

HUEY, Raymond B.; SLATKIN, Montgomery. Cost and benefits of lizard thermoregulation. **The Quarterly Review of Biology**, v. 51, n. 3, p. 363-384, 1976.

HUTCHINSON, G. Evelyn. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. *Mapa de biomas do Brasil: primeira aproximação*. Rio de Janeiro: Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: www.ibge.gov.br. Acesso em 10 nov. 2017.

IPECE, Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. 2016. **Perfil básico municipal: Trairi**.

JAMES, Frances C. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. **Ecology**, v. 51, n. 3, p. 365-390, 1970.

KOLODIUK, Miguel Fernandes; RIBEIRO, Leonardo Barros; FREIRE, Eliza Maria Xavier. Diet and foraging behavior of two species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) in the Caatinga of northeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 5, n. 1, p. 35-44, 2010.

LAURANCE, William. F.; BIERREGAARD-JR, Richard O.; GASCON, Claude; DIDHAM,

Raphael K.; SMITH, Andrew P.; LYNAM, Antony J.; VIANA, Virgílio M.; LOVEJOY, Thomas E.; SIEVING, Kathryn E.; SITES-JR, Jack W.; ANDERSEN, Mark; TOCHER, Mandy D.; KRAMER, Elizabeth A.; RESTREPO, Carla; MORITZ, Craig. Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline. In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. (Org.) **Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 502-14.

LLEWELYN, John; MACDONALD, Stewart L.; HATCHER, Amberlee; Moritz, Craig; PHILLIPS, Ben L. Intraspecific variation in climate-relevant traits in a tropical rainforest lizard. **Diversity and Distributions**, v. 22, n. 10, p. 1000-1012, 2016.

LOEBMANN, Daniel; HADDAD, Célio Fernando Baptista. Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 227-256, 2010.

MACEDO, Lílian Cristina; BERNARDE, Paulo Sérgio; SHINYA-ABE, Augusto. Lagartos (Squamata: Lacertilia) em áreas de floresta e de pastagem em Espigão do Oeste, Rondônia, sudoeste da Amazônia, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 1, 2008.

MAGNAN, Pierre; RODRÍGUEZ, Marco A.; LEGENDRE, Pierre; LACASSE, Sylvain. Dietary variation in a freshwater fish species: relative contributions of biotic interactions, abiotic factors, and spatial structure. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 51, n. 12, p. 2856-2865, 1994.

MANZANILLA, Jesus; PÉFAUR, Jaime E. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. **Revista de Ecología Latinoamericana**, v. 7, n. 1-2, p. 17-30, 2000.

MASSOT, Manuel; CLOBERT, Jean; PILORGE, Thierry; LECOMTE, Jane; BARBAULT, Robert. Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation. **Ecology**, v. 73, n. 5, p. 1742-1756, 1992.

MEIRELES, Antonio J. de A. 2011. Danos socioambientais originados pelas usinas eólicas nos campos de dunas do Nordeste brasileiro e critérios para definição de alternativas locais. **Confins**, n.11, Disponível em: <http://confins.revues.org/6970>. Acesso em: 31 out. 2017.

MELVILLE, Jane; SCHULTE, I. I.; JAMES, A. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. **Austral Ecology**, v. 26, n. 6, p. 660-669, 2001.

MESQUITA, Daniel Oliveira; COLLI, Guarino Rinaldi. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of Cnemidophorus (Squamata, Teiidae). **Copeia**, v. 2003, n. 2, p. 285-298, 2003.

MICHAEL, Damian R.; BANKS, Sam C.; PIGGOTT, Maxine P.; CUNNINGHAM, Ross B.; CRANE, Mason; MACGREGOR, Christopher; MCBURNEY, Lachlan; LINDENMAYER, David B. Geographical variation in body size and sexual size dimorphism in an Australian lizard, Boulenger's skink (*Morethia boulengeri*). **PloS one**, v. 9, n. 10, p. e109830, 2014.

- MIRANDA, Jivanildo P.; ANDRADE, Gilda V. Seasonality in diet, perch use, and reproduction of the gecko *Gonatodes humeralis* from eastern Brazilian Amazon. **Journal of Herpetology**, v. 37, n. 2, p. 433-438, 2003.
- MIRANDA, Jivanildo P.; COSTA, João Carlos Lopes; ROCHA, Carlos Frederico D. Reptiles from Lençóis Maranhenses National Park, Maranhão, northeastern Brazil. **ZooKeys**, n. 246, p. 51, 2012.
- MIRANDA, Jivanildo P.; RICCI-LOBÃO, Andréa; ROCHA, Carlos Frederico D. Influence of structural habitat use on the thermal ecology of *Gonatodes humeralis* (Squamata: Gekkonidae) from a transitional forest in Maranhão, Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 27, n. 1, p. 35-39, 2010.
- MIRANDA, Jivanildo Pinheiro; COSTA, João Carlos Lopes; ROCHA, Carlos Frederico D. Reptiles from Lençóis Maranhenses National Park, Maranhão, northeastern Brazil. **ZooKeys**, n. 246, p. 51, 2012.
- MORO, Marcelo Freire; MACEDO, Mariana B.; MOURA-FÉ, Marcelo M. de; CASTRO, Antônio Sérgio Farias; COSTA, Rafael C. da. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 66, n. 3, p. 717-743, 2015.
- MUGABO, Marianne; PERRET, Samuel; LEGENDRE, Stéphane; GALLIARD, Jean-François Le. Density-dependent life history and the dynamics of small populations. **Journal of animal ecology**, v. 82, n. 6, p. 1227-1239, 2013.
- MYERS, Norman; MITTERMEIER, Russell A.; MITTERMEIER, Cristina G.; FONSECA, Gustavo A. B. da; KENT, Jennifer. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.
- NOGUEIRA, Cristiano; COLLI, Guarino R.; COSTA, Gabriel; MACHADO, Ricardo B. Diversidade de répteis Squamata e evolução do conhecimento faunístico no Cerrado. **Cerrado: conhecimento científico quantitativo como subsídio para ações de conservação. (DINIZ, I. R.; J. MARINHO-FILHO, J.; MACHADO, R. B.; CAVALCANTI, R. B. ed.). Editora UnB, Brasília**, p. 333-375, 2010.
- NOGUEIRA, Cristiano; COLLI, Guarino R.; MARTINS, Marcio. Local richness and distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. **Austral Ecology**, v. 34, n. 1, p. 83-96, 2009.
- NOVOSOLOV, Maria; RODDA, Gordon H.; GAINSBURY, Alison M.; MEIRI, Shai. Dietary niche variation and its relationship to lizard population density. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 1, p. 285-292, 2018.
- NUNES, Josué Ribeiro da Silva. Comportamento de *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) em área perturbada. **Ecologia da Floresta**, p. 151, 2002.
- ODA, Welton Yudi. Communal egg laying by *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) in Manaus primary and secondary forest areas. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 2, p. 331-332, 2004.

ODA, Welton Yudi. Microhabitat utilization and population density of the lizard *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) in forest areas in Manaus, Amazon, Brazil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 3, n. 2, p. 165-177, 2008.

ODA, Welton Yudi. Microhabitat utilization and population density of the lizard *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855) (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) in forest areas in Manaus, Amazon, Brazil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 3, n. 2, p. 165-177, 2008.

ORTEGA, Zaida; PÉREZ-MELLADO, Valentín. Seasonal patterns of body temperature and microhabitat selection in a lacertid lizard. **Acta Oecologica**, v. 77, p. 201-206, 2016.

OUFIERO, Christopher E.; GARTNER, Gabriel E. A.; ADOLPH, Stephen C.; GARLAND, Theodore. Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. **Evolution**, v. 65, n. 12, p. 3590-3607, 2011.

PASSOS, Daniel Cunha; LIMA-ARAÚJO, Frede; MELO, A. C. Brasileiro; BORGES-NOJOSA, Diva Maria. New state record and distribution extension of the golden tegu *Tupinambis teguixin* (Linnaeus, 1758)(Squamata: Teiidae) to the Caatinga biome, northeastern Brazil. **Check List**, v. 9, n. 6, p. 1524-1526, 2013.

PASSOS, Daniel Cunha; ZANCHI, Djan; ROCHA, Carlos Frederico Duarte. Basking in shadows and climbing in the darkness: microhabitat use, daily activity and thermal ecology of the gecko *Phylloplezus periosus* Rodrigues, 1986. **Herpetozoa**, v. 25, n.3/4, 2013.

PEDROSA, Isabella M. M. de C.; COSTA, Taís Borges; FARIA, Renato Gomes; FRANÇA, Frederico G. Rodrigues; LARANJEIRAS, Daniel Orsi; OLIVEIRA, Thiago C. S. Pereira de; PALMEIRA, Cristiane N. Silva; TORQUATO, Selma; MOTT, Tami; VIEIRA, Gustavo H. Calazans; GARDA, Adrian Antonio. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 4, 2014.

PFEIFER, M.; LEFEBVRE, V.; PERES, C. A.; BANKS-LEITE, C.; WEARN, O. R.; MARSH, C. J.; BUTCHART, S. H. M.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; BARLOW, J.; CERESO, A.; CISNEROS, L.; D'CRUZE, N.; FARIA, D.; HADLEY, A.; HARRIS, S. M.; KLINGBEIL, B. T.; KORMANN, U.; LENS, L.; MEDINA-RANGEL, G. F.; MORANTE-FILHO, J. C.; OLIVIER, P.; PETERS, S. L.; PIDGEON, A.; RIBEIRO, D. B.; SCHERBER, C.; SCHNEIDER-MAUNOURY, L.; STRUEBIG, M.; URBINA-CARDONA, N.; WATLING, J. I.; WILLIG, M. R.; WOOD, E. M.; EWERS, R. M. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. **Nature**, v. 551, n. 7679, p. 187, 2017.

PIANKA, Eric R. The structure of lizard communities. **Annual review of ecology and systematics**, v. 4, n. 1, p. 53-74, 1973.

PRADO, Darién E. As caatingas da América do Sul. **Ecologia e conservação da Caatinga**, v. 2, p. 3-74, 2003.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2014. Disponível em: <http://www.R-project.org/>.

Acesso em: 13 jul. 2016.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2014. Disponível em: <http://www.R-project.org/>. Acesso em: 14 mai. 2017.

RIBEIRO, Samuel Cardozo; FERREIRA, Felipe Silva; BRITO, Samuel Vieira; SANTANA, Gindomar Gomes; VIEIRA, Washington Luiz Silva; NÓBREGA, Rômulo Romeu;

ALMEIDA, Waltécio Oliveira. The squamata fauna of the Chapada do Araripe, Northeastern Brazil. **Cadernos de Cultura e Ciência**, v. 1, n. 1, 2009.

ROBERTO, Igor Joventino; PINTO, T.; SCHLICKMANN, Á.; FRAGA, A. From Amazonia to the semi-arid: the unexpected record of *Gonatodes humeralis* (Squamata: Sphaerodactylidae) for the Caatinga Biome. **Herpetol Notes**, v. 7, p. 309-311, 2014.

ROCHA, Carlos Frederico D.; SLUYS, Monique Van; VRCIBRADIC, Davor; KIEFER, Mara Cíntia; MENEZES, Vanderline Amaral de; SIQUEIRA, Carla da Costa. Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 1, p. 115-131, 2009.

RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B.; FIGUEIREDO, M. A. Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico-ecossistema caatinga. **Brasília: Sociedade Botânica do Brasil**, v. 72, 1992.

RODRIGUES, Miguel Trefaut. Herpetofauna da caatinga. **Ecologia e conservação da Caatinga**, v. 4, p. 181-236, 2003.

SAGONAS, Kostas; MEIRI, Shai; VALAKOS, Efstratios D.; PAFILIS, Panayiotis. The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands. **Journal of Thermal Biology**, v. 38, n. 2, p. 92-97, 2013.

SALES, Raul F. D.; FREIRE, Eliza M. X. Diet and Foraging Behavior of *Ameivula ocellifera* (Squamata: Teiidae) in the Brazilian Semiarid Caatinga. **Journal of Herpetology**, v. 49, n. 4, p. 579-585, 2015.

SALES, Raul FD; RIBEIRO, Leonardo B.; FREIRE, Eliza MX. Feeding ecology of *Ameiva ameiva* in a caatinga area of northeastern Brazil. **The Herpetological Journal**, v. 21, n. 3, p. 199-207, 2011.

SCHOENER, Thomas W. Theory of feeding strategies. **Annual review of ecology and systematics**, v. 2, n. 1, p. 369-404, 1971.

SEEBACHER, Frank; WHITE, Craig R.; FRANKLIN, Craig E. Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 1, p. 61-66, 2015.

SIMPSON, Edward H. Measurement of diversity. **Nature**, 1949.

SOUZA, Kariny de; COELHO, Rafael D. Fernandes; SOBRINHO, Camila Pimentel;

NASCIMENTO, Joana Paula Bispo; GOGLIATH, Melissa; RIBEIRO, Leonardo Barros. Fauna de lagartos de habitats de Caatinga do Campus Ciências Agrárias da Universidade Federal Do Vale Do São Francisco, Petrolina-Pe, Brasil. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 15, n. 1, 2, 3, 2014.

STEVENSON, R. D. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 102-117, 1985.

UETZ, P.; HOŠEK, J. 2017. The Reptile Database. Disponível em: <http://www.reptile-database.org>. Acesso em: 04 nov. 2017.

VANZOLINI, Paulo Emilio. Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). **Arquivos de Zoologia**, v. 17, n. 1, p. 1-84, 1968.

VASCONCELLOS, Alexandre; ANDREAZZE, Ricardo; ALMEIDA, Adriana M.; ARAUJO, Helder F. P.; OLIVEIRA, Eduardo S.; OLIVEIRA, Uirandé. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n. 3, p. 471-476, 2010.

VINARSKI, M. V. On the applicability of Bergmann's rule to ectotherms: the state of the art. **Biology Bulletin Reviews**, v. 4, n. 3, p. 232-242, 2014.

VITT, Laurie J. **The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil**. Oklahoma Museum of Natural History, 1995.

VITT, Laurie J.; COLLI, Guarino R. Geographical ecology of a neotropical lizard: Ameiva ameiva (Teiidae) in Brazil. **Canadian journal of zoology**, v. 72, n. 11, p. 1986-2008, 1994.

VITT, Laurie J.; SOUZA, Robson A.; SARTORIUS, Shawn S.; AVILA-PIRES, T. C. S.; ESPÓSITO, Maria Cristina; Comparative ecology of sympatric Gonatodes (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. **Copeia**, v. 2000, n. 1, p. 83-95, 2000.

VITT, Laurie J.; ZANI, Peter A.; BARROS, André A. Monteiro de. Ecological variation among populations of the gekkonid lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon Basin. **Copeia**, p. 32-43, 1997.

WEST-EBERHARD, Mary Jane. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 20, n. 1, p. 249-278, 1989.

WEST-EBERHARD, Mary Jane. **Developmental plasticity and evolution**. Oxford University Press, 2003.

WHITTAKER, Robert H.; LEVIN, Simon A.; ROOT, Richard B. Niche, habitat, and ecotope. **The American Naturalist**, v. 107, n. 955, p. 321-338, 1973.

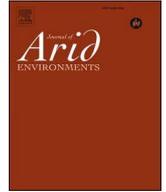
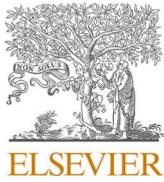
YANG, Hongsheng; YUAN, Xiutang; ZHOU, Yi; MAO, Yuze; ZHANG, Tao; LIU, Ying. Effects of body size and water temperature on food consumption and growth in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) with special reference to aestivation. **Aquaculture Research**, v. 36, n. 11, p. 1085-1092, 2005.

**APÊNDICE A – LISTA DE ESPÉCIMES DEPOSITADOS NA COLEÇÃO
HERPETOLÓGICA DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ (CHUFC) E NA
COLEÇÃO HERPETOLÓGICA DO SEMI-ÁRIDO (CHSA).**

Gonatodes humeralis: **Brasil: Ceará: Trairí: Distrito Canaã: Localidade Canaã (03°12'25.0"S, 039°22'19.0"W):** CHUFC L 6593-6599; CHSA R 284-291, 475-480.
Localidade Emboaca (03°13'10.0"S, 039°19'25.5"W): CHUFC L 6600-6022; CHSA R 261-267, 481-489.

APÊNDICE B – ARTIGO CIENTÍFICO PRODUZIDO A PARTIR DO MANUSCRITO 1.

OLIVEIRA, Francisco Robson Carvalho de; PASSOS, Daniel Cunha; BORGES-NOJOSA, Diva Maria. Ecology of the lizard *Gonatodes humeralis* (Sphaerodactylidae) in a coastal area of the Brazilian semiarid: What differs from the Amazonian populations?. **Journal of Arid Environments**, v. 190, n. 104506.



Ecology of the lizard *Gonatodes humeralis* (Sphaerodactylidae) in a coastal area of the Brazilian semiarid: What differs from the Amazonian populations?

Francisco Robson Carvalho de Oliveira^{a,b,*}, Daniel Cunha Passos^{b,c},
Diva Maria Borges-Nojosa^{a,b}

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará – UFC, Campus do Pici, CEP 60455-760, Fortaleza, CE, Brazil

^b Núcleo Regional de Ofiologia da Universidade Federal do Ceará, NUROF-UFC, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará – UFC, Campus do Pici, CEP 60455-760, Fortaleza, CE, Brazil

^c Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Departamento de Biociências, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Campus Oeste, CEP 59625-900, Mossoró, RN, Brazil

ARTICLE INFO

Keywords:
Autoecology
Geographic variation
Phenotypic plasticity

ABSTRACT

Information about the variation of biological attributes in species whose distribution covers more than one biome contributes to understanding phenotype variation in different environments. Herein, we evaluated how ecological aspects of the lizard *Gonatodes humeralis* vary between rainforest populations (Amazon domain) and a recently registered population in a coastal forest influenced by semiarid climate (Caatinga domain). We investigated body size, temperature, activity period, microhabitat use and diet of this species, testing the hypothesis that, compared to Amazonian populations, the Caatinga population would present a reduced body size, shortened activity period, exploration of a greater variety of microhabitats and a more diverse diet. In fact, we corroborated the predictions with respect to body size and diet. On the other hand, we observed a more conservative activity period and greater specialization in the use of microhabitats in the Caatinga population. Our findings contribute to understanding the variation in biological attributes between populations of species with wide distributions and reveal adjustments conducted by biotic and abiotic factors in different morphological, ecological and behavioral traits.

1. Introduction

Individuals of a same species can show morphological (e.g. size and body shape), ecological (e.g. habitat use and diet) and behavioral variations (e.g. activity period and reproductive strategies), when exposed to different climatic conditions, resource availability and biotic interactions (West-Eberhard, 1989; Bubadué et al., 2016). These intra-specific variations can be expressed either among individuals from a same population or among individuals from distinct populations, this latter understood as geographical variation (Endler, 1977; West-Eberhard, 1989). The study of geographic variation in ecological attributes aims to understand how the species adjust to the abiotic and biotic environmental differences over its distribution. This approach has been

applied to several taxa, for example, arachnids (e.g. Webber and Bryson Jr, 2015), ray-finned fishes (e.g. Crispo and Chapman, 2010), amphibians (e.g. Schäuble, 2004) and reptiles.

Among reptiles, lizards constitute the study model that contributed most to our understanding of geographical variation in ecological traits (Pianka, 1970). Initially, these ecological variations were better documented for species from temperate zones (e.g. *Sceloporus*: Tinkle and Dunham, 1986). More recently, ecological variations between populations were found in some families of Neotropical lizards, such as Teiidae (e.g. Mesquita and Colli, 2003), Scincidae (e.g. Rocha et al., 2002), Tropiduridae (e.g. Kiefer et al., 2008), Polychrotidae (e.g. Garda et al., 2012), Phyllodactylidae (e.g. Vitt et al., 1997) and Gymnophthalmidae (e.g. Vitt et al., 1998). All this accumulated knowledge

* Corresponding author. Escola Cidadã Integral Técnica Luiz Gonzaga de Albuquerque Burity, Av. Monsenhor Walfredo Leal, N° 440 – Tambiá, CEP 58020-540, João Pessoa, PB, Brazil.

E-mail address: francisco.oliveira1@professor.pb.gov.br (F.R. Carvalho de Oliveira).

<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104506>

Received 21 October 2020; Received in revised form 29 January 2021; Accepted 24 March 2021
0140-1963/© 2021 Elsevier Ltd. All rights reserved.

revealed geographic variation in many ecological characteristics and in a broad range of intensities.

Life-history parameters such as clutch size, size at sexual maturity and other reproductive aspects are among the main traits evaluated in studies on geographical variation in lizards' ecology (e.g. Wapstra et al., 2001). However, many other ecological and morphological parameters can also vary among populations, for example body size, body temperature, activity period, microhabitat usage and diet composition (Mesquita and Colli, 2003; Pearman et al., 2010). Although the reptiles do not follow the Bergmann's rule (Ashton and Feldman, 2003), the body size of lizards tends to vary according to the ambient temperature and precipitation, with population from more climatically stable regions reaching relatively larger body sizes (Michael et al., 2014). On the other hand, body temperature during activity tends to be a conserved trait between different populations, leading to restriction of activity time in warmer environments (Sinervo et al., 2010; Grigg and Buckley, 2013). The use of habitat and the diet, by turn, is conditioned on the availability of substrate and preys in the environment, with existing interpopulation variation relating to the gradient generalism-specialism, mainly in wide distribution species (Moreno-Rueda et al., 2017; Bendami et al., 2018).

In studies carried out with lizards from tropical environments in South America, geographical variation in ecological attributes were more evident among populations from different biomes (Mesquita and Colli, 2003; Garda et al., 2012), when compared to the variations among populations living in the same biome (Vitt et al., 1998; Rocha et al., 2002). This can be explained by the marked differences in biotic and abiotic characteristics between some Brazilian biomes, for example among typically forested/humid environments (e.g. Amazonian Forest and Atlantic Forest) and open/dry formations (e.g. Caatinga and Cerrado). In this context, recently some species of lizards widely distributed in the Amazon have been recorded in areas included in the Caatinga domain (Passos et al., 2013a; Roberto et al., 2014). However, it is still unknown how the autoecology of these species varies between these contrasting environments in both climatic (wet versus seasonally dry) and ecological (high versus relatively low productivity) terms. One of these species is *Gonatodes humeralis* (Guichenot, 1855), a little diurnal sphaerodactylid whose geographical variation in ecology is already recognized among Amazonian populations, indicating its ecological plasticity within this biome (Vitt et al., 1997). However, it remains unknown how this species adjusts its ecology to its distribution margins, mainly in the easternmost populations, under the Caatinga domain's influence.

Herein, we provide autoecological data of an isolated population of *G. humeralis* that inhabits a coastal area in the Caatinga domain. We compare its morphology, body temperature, activity period, microhabitat use and diet in relation to eight populations from the Amazon for which there was published data. Given the marked environmental differences between the Amazon and Caatinga biomes, we tested if the ecological features of *G. humeralis* fit those expected for an environment with relatively higher temperatures, lower air humidity and lesser resource availability. Specifically, we predicted that the Caatinga population compared with the Amazon populations would: i) present a smaller body size; ii) have a reduced activity period, iii) make use of more microhabitat types, and iv) feed on a greater variety of prey.

2. Material and methods

2.1. Study site

The study was carried out in the municipality of Trairi, located in the north of the state of Ceará, an area of Mild Semiarid Hot Tropical climate, with a coastal vegetation complex (Moro et al., 2015; IPECE, 2016). The average annual temperature and rainfall in the region are, respectively, 27 °C and 1588.8 mm, with most of the rainfall concentrated in the first four months of the year (IPECE, 2016; FUNCEME, 2016). As in the rest of that state, temperatures remain high during most

of the year, and the precipitation defines the regions' typical seasonality (Moro et al., 2015).

The sampling was performed in two forest patches (03°12'25.0" S, 039°22'19.0" W and 03°13'10.0" S, 039°19'25.5" W) along the same coastal landscape. The studied area present a vegetation structure with a predominance of trees and shrubs, including common species as *Hymenaea courbaril* L. (Jatobá), *Coccoloba latifolia* Lam. (Coacú), *Anacardium occidentale* L. (Cajueiro) and *Syzygium cumini* (L.) Skeels (Azeitona-roxa). Despite presenting forested phytophysiognomy, the study area differs greatly from the areas studied in the Amazon, firstly by its climatic conditions, since variation in humidity is so much higher in the Caatinga domain than in the Amazon region (IPECE, 2016; FUNCEME, 2016). Second, it is known that the net primary productivity is usually lower in forests under highly seasonal climates due to the shortened rainy period, thus generating chain consequences throughout the trophic web (Meir and Pennington, 2011). Furthermore, the floristic composition differs significantly between the regions. The study area contains smaller arboreal species, possessing a lower density of trees and, thus, shallower leaf-litter compared to Amazonian forests (see details in Miranda and Andrade, 2003; Oda, 2008).

2.2. Target-species

Gonatodes humeralis is one of the 31 species comprised by the genus, belonging to the family Sphaerodactylidae, and among which is considered the most widely distributed in Brazil (Avila-Pires, 1995). The adult individuals reach 40 mm in snout-vent length and present an evident sexual dichromatism. Males have a red and yellow smudge on their heads and in the trunks' anterior region, whilst the females are predominantly grey or brown (Avila-Pires, 1995). The studies carried out with Amazonian populations (Nunes, 1984; Vitt et al., 2000; Miranda and Andrade, 2003; Oda, 2008) showed that the species is diurnal, with the activity period occurring between 7:00 h and 17:00 h, and presented subarboreal habits, predominantly using the lower region of tree trunks and their surroundings. Females lay a single egg, producing multiple clutches along the year and often making use of communal nests (Vitt et al., 1997; Oda, 2004). As it is usually common along Amazon basin, *G. humeralis* use to be preyed by several kind of predators, and there is some evidence that predation by snakes may influence its ecological habits (Vitt et al., 2000, 2008; Aguiar and Costa-Campos, 2014). In Amazon the species can be found in secondary forests, but the local fragmentation seemed to negatively affect populations' size (Carvalho-Jr et al., 2008; Oda, 2008), and the individuals did not have great efficiency in long-distance dispersions (Carvalho-Jr et al., 2008). Regarding feeding habits of Amazonian populations, the most important orders in its diet were usually Araneae, Coleoptera, Isoptera and Gastropoda (Miranda and Andrade, 2003; Vitt et al., 1997, 2000).

2.3. Sampling procedures

The methods presented here were delimited to allow comparisons with previously studied Amazonian populations. The fieldwork took place between April and May (rainy season) and between September and October (dry season) 2017. The sampling of the lizards was done through time-constrained active searches, in which the individuals were searched in all sort of microhabitats available in the environment. These searches lasted 30 min and were carried out at each time interval (e.g. Passos et al., 2013b) in the daytime period, between 6:00 h and 17:59 h (totaling 168 h), and at night, between 18:00 h and 05:59 h (totaling 72 h), by teams composed of two to four researchers. The total sampling effort (240 h) was distributed equally between the rainy and dry seasons. The night period had less sampling effort because we found no active individuals in the first shifts of night collection.

For each individual sighted, we recorded: time of registration, microhabitat where the individual was initially found, height in relation

to the ground level (0.1 cm resolution), perch perimeter for individuals that were perched (0.1 cm resolution) and temperatures of the substrate used and the air at 10 cm from the substrate (0.2 °C resolution). The individuals were manually captured and, immediately after the capture, their body temperatures were measured, using a cloacal thermometer *Schultheis* (0.2 °C resolution) (Miranda et al., 2010), as well as the snout-vent length (SVL), using a digital caliper (0.1 mm resolution). The sex of adult individuals was identified through sexual dichromatism typical of the species. For analysis of stomach contents, 60 specimens (under collect permits N° 58070-1 e N° 57169-1 Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio), were euthanized (according to Portaria 148/2012 Conselho Federal de Biologia – CFBio), and fixed, being deposited in the scientific collections Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Ceará – CHUFC and Coleção Herpetológica do Semiárido – CHSA (Appendix A). The other individuals caught were marked with non-toxic ink to avoid pseudoreplication and, after collecting information, they were released at their original site of capture.

The stomach contents were extracted from the collected animals through dissection and analyzed with a stereoscopic microscope (0.2 mm resolution) to identify prey up to the taxonomic level of order, except the Formicidae family and Gastropoda, Diplopoda and Chilopoda classes. These animals were kept in different taxonomic level to allow comparison with data previously published. For the same reason, termites were also considered Isoptera in the present study. Each prey was measured in length and width, using a digital caliper (0.01 mm resolution), and its volume estimated in mm³ by the formula of the minimum prolate spheroid $V = 4/3\pi (L/2) (W/2)^2$, where “V” is the volume, “L” is the length, and “W” is the width of each prey (Dunham, 1983).

The resource availability (microhabitats and preys) in the study area was quantified, considering that *G. humeralis* is a subarboreal species and its diet is primarily composed of invertebrates. Regarding the availability of microhabitats, we measured the perimeter at the level of the ground of trunks at least 1 m high in 30 plots of 5 m × 5 m (25 m²), with a minimum distance of 20 m between them. Regarding the availability of prey, we collected invertebrates in the wet season (May 2017) and dry season (October 2017) through two sampling procedures: an entomological umbrella for arboreal species and leaf-litter collection for terricolous species. We applied each method in 30 plots of 1 m × 1 m (1 m²), distributed along forest patches where lizards were sampled, with a minimum distance of 10 m from each other. The entomological umbrella was always positioned next to two bushes which were shaken 10 s each. Then, the litter in the plots was packed in plastic bags for later screening. The invertebrates collected by both methods were preserved in 70% alcohol and identified to order level using a stereoscopic microscope (0.2 mm resolution) and specialized literature.

2.4. Analysis

We extracted information regarding Amazonian populations from published texts, tables and graphs. To extract quantitative data from graphs, we used the WebPlotDigitizer 4.0 software (Rohatgi, 2017). When raw data was not available, we considered the provided measures of central tendency and dispersion only for graphic illustrations. Before the analysis, we evaluated the data regarding the premises for the use of parametric tests. When the data did not meet the premises, even after the transformation, we applied non-parametric tests. Thus, descriptive statistics were provided as median (first - third quartiles). For probabilistic tests, we assigned a level of significance $\alpha = 0.05$. The niche overlap analysis was performed using the EcoSim software (Gotelli and Entsminger, 2004). Further analysis and graphic elaborations were conducted in the R environment v.3.3.0 (R Development Core Team, 2016).

Since data on body size, temperature, height and perch perimeter of Amazonian populations were only available in the form of frequency distribution in class intervals, the data from the population of Trairi

were also classified into class intervals for statistical comparisons. Data on body size, temperature and perch height were compared between populations using the Kruskal-Wallis tests. Regarding body size, there were data available for the populations of Trairi - Ceará (present study), Rio Xingu - Pará and Curuá-Una - Pará, Caracaraí - Roraima, Cuyabeno - Ecuador (Vitt et al., 1997) and Rio Formoso - Rondônia (Vitt et al., 2000). Regarding body temperature, we considered data related to the populations of Trairi - Ceará (present study), São Luís - Maranhão (Miranda et al., 2010), Curuá-Una - Pará and different Amazonian populations combined (Vitt et al., 1997). Regarding the height of perch, we used data from the populations of Trairi - Ceará (present study), Manaus - Amazonas (Oda, 2008) and Curuá-Una - Pará (Vitt et al., 1997). For perch perimeter, as there were only raw data available for Trairi - Ceará (present study) and Manaus - Amazonas (Oda, 2008), we compared the populations using the Mann-Whitney test. In the graphs, in addition to the populations used in the tests, we also represented populations that expressed only measures of central tendency and dispersion in the respective publications.

Concerning the activity period, the percentage of active individuals per hour interval was compared pairwise through Kolmogorov-Smirnov tests, between the population of Trairi - Ceará and each of the Amazonian populations with available information, namely: Rio Formoso - Rondônia (Vitt et al., 2000), Curuá-Una - Pará and different Amazonian populations combined (Vitt et al., 1997).

About the diet, we provided a descriptive characterization of the frequency (number of lizards that feed on a given prey), dominance (number of prey in the stomachs), and volume (volume of ingested prey) for each prey category consumed by *G. humeralis* from Trairi. Then, we calculated each food category's relative importance for all populations with available data, considering the Relative Importance Index (RII in %) given by arithmetic mean of the percentages of relative frequency, relative dominance, and relative volume (Curtis, 1959). The considered populations for diet analysis were: Trairi - Ceará (present study), São Luiz - Roraima - Maranhão (Miranda and Andrade, 2003), Rio Formoso - Rondônia (Vitt et al., 2000), Caracaraí - Roraima, Curuá-Una - Pará and Cuyabeno - Ecuador (Vitt et al., 1997). We compared the three most important food categories in term of relative volume among populations (whose summed relative volume were equal to or greater than 50%). Moreover, we undertake two Analysis of Similarities (ANOSIM) to test if there were significant differences in the prey communities consumed by *G. humeralis* among localities sampled. To implement this we considered data on abundance of each prey category among studied sites, using distance metric of Bray-Curtis as dissimilarity measure, 999 permutations, and two categorical grouping variables: biome (Caatinga and Amazon) and political division (North and Northeast regions of Brazil).

Furthermore, the temporal, spatial and food niche dimensions of each population were calculated. To implement this, information about the activity periods, use of microhabitats and diet available in published works had their categories revised for comparison with the Trairi population. Posteriorly, the niche breadth values obtained were divided by the number of categories in each case, to standardize the values and make comparisons based on the adjusted niche breadth (e.g. Vitt et al., 1997). For calculating the niche breadth we considered the inverse of the Simpson diversity index (Pianka, 1973), given by: $B = 1/\sum p_i^2$, where p_i is the proportion of use of the category i (food, microhabitat or hour interval). The B values range from 1 (use of only one resource category) and n (use of all category equally) that, applied to the comparison among populations, indicate how a population is relatively more specialist/generalist in using resources than others.

Lastly, to assess a possible selection of habitat or food, we calculated the niche overlap between the resources used by the Trairi population - Ceará and their availability in the environment, through Pianka Niche Overlap Index (Pianka, 1973), given by: $O_{jk} = \sum P_{ij}P_{ik}/\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}$. Where O_{jk} is the overlap of the species j over the environmental availability k ; p_{ij} and p_{ik} are the proportions of the resource category i used by j and available in k . The values of O_{jk} vary between 0 (without overlap)

and 1 (complete overlap) and, applied to the selection of resources, indicate that the population has a preference for using certain resources (selective use) or tend to use the resources in the proportion which they are available in the environment (opportunistic use). The observed values of niche overlap were compared with null models of 1.000 randomization, using the randomization algorithm 3 (Gotelli and Entsminger, 2004). For these analyses, we considered a spatial resource the perimeter of the trunks used by lizards (categorized in classes with intervals of 10 cm) and those available in the 25 m² plots, and as a food resource, the number of individuals of each prey type consumed by lizards (categorized by taxon) and those available in the 1 m² plots.

3. Results

We sampled 293 individuals of *G. humeralis* in Trairi, 133 in the rainy season and 160 in the dry season. Altogether, we gathered information on 123 males, 104 females, 39 juveniles, while 27 individuals escaped before the sex could be identified.

The adult individuals of *G. humeralis* from Trairi presented a snout-vent length of 33 mm (30–34 mm, n = 129). The body size differed among the studied populations (Kruskal-Wallis – $\chi^2 = 108.98$; df = 5; $p < 0.01$), with individuals from Trairi presenting smaller snout-vent length in comparison to all the Amazonian populations (Dunn test – $p \leq 0.05$ for all pairs; Fig. 1). The body temperature of active individuals in Trairi was 29.95 °C (28.70–30.78 °C, n = 70). The body temperature differed among the studied populations (Kruskal-Wallis – $\chi^2 = 41.75$, df = 3, $p < 0.01$), with the Trairi population presenting higher body temperature than all the Amazonian populations (Dunn test – $p \leq 0.05$ for all pairs; Fig. 2).

Regarding the activity period, in Trairi the individuals started their activities around 5 h, the majority of active individuals (75%, n = 191) was recorded between 8 h and 15 h, and no active individual was observed after 18 h (Fig. 3). The population from Trairi presented a broader temporal niche ($B_t = 0.94$) than Amazonian populations (Table 1). However, there was no difference in the relative frequency of active individuals in each hourly interval between the populations tested: Trairi and Rio Formoso (Kolmogorov-Smirnov – $D = 0.48$, $p = 0.17$); Trairi and Curuá-Una (Kolmogorov-Smirnov – $D = 0.38$, $p = 0.36$); Trairi and different Amazonian populations combined (Kolmogorov-Smirnov – $D = 0.42$, $p = 0.26$).

Concerning the use of habitat, the individuals of *G. humeralis* in Trairi predominantly used tree trunks, live or dead (88.2%, n = 246; Table 2),

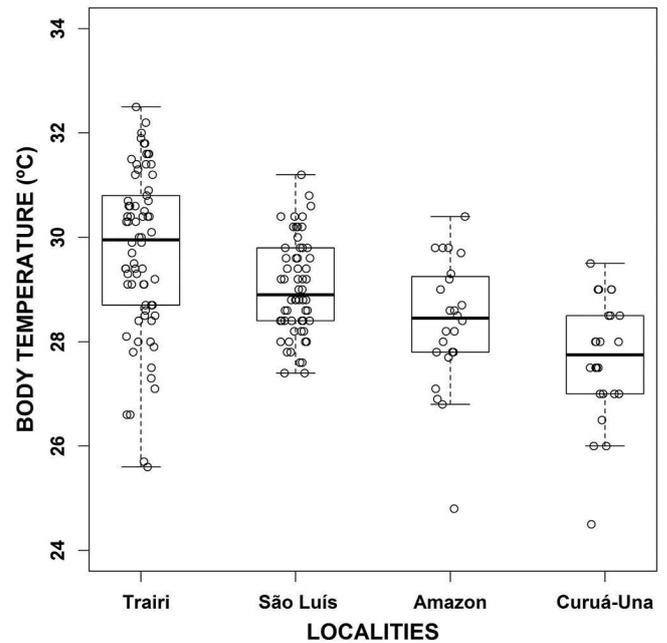


Fig. 2. The body temperature (in °C) of *Gonatodes humeralis* in Trairi (Caatinga area of the present study) and three Amazonian populations (based on published data). Data from Amazonian populations were obtained from: Vitt et al. (1997) (Curuá-Una and pooled data from Amazon) and Miranda et al. (2010) (São Luís).

and perched around 28 cm above the ground (16–51.25 cm, n = 208; Fig. 4), in trunks with approximately 35 cm perimeter (25–55 cm, n = 210; Fig. 5). The population of *G. humeralis* in Trairi seemed to use the thickest trunks among those available in the environment (Mann-Whitney – $U = 35964$, $p < 0.01$). The observed value of spatial niche overlap ($O_s = 0.25$) did not differ from the values expected at random (Null modelling with RA3 – p (observed \leq expected) = 0.72, p (observed \geq expected) = 0.28). The height of the perches differed among populations (Kruskal-Wallis – $\chi^2 = 25.13$, df = 2, $p < 0.01$), with *G. humeralis* from Trairi using lower perches than those from Manaus and Curuá-Una (Dunn test – $p \leq 0.05$ for all pairs; Fig. 4). The perimeter of trunks used by *G. humeralis* in Trairi was larger than in Manaus

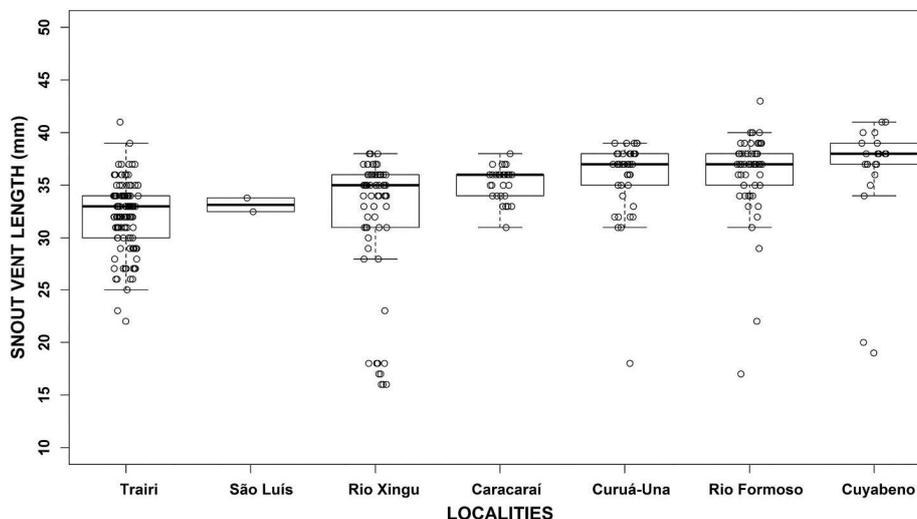


Fig. 1. The body size (snout-vent length in mm) of *Gonatodes humeralis* in Trairi (Caatinga area of the present study) and six Amazonian populations (based on published data). Data from Amazonian populations included in the analysis were obtained from: Vitt et al. (1997) (Cuyabeno, Curuá-Una, Rio Xingu and Caracarai), and Vitt et al. (2000) (Rio Formoso). Data from São Luís (Miranda et al., 2010) is presented only for graphic illustration, see Methods subsection 2.4.

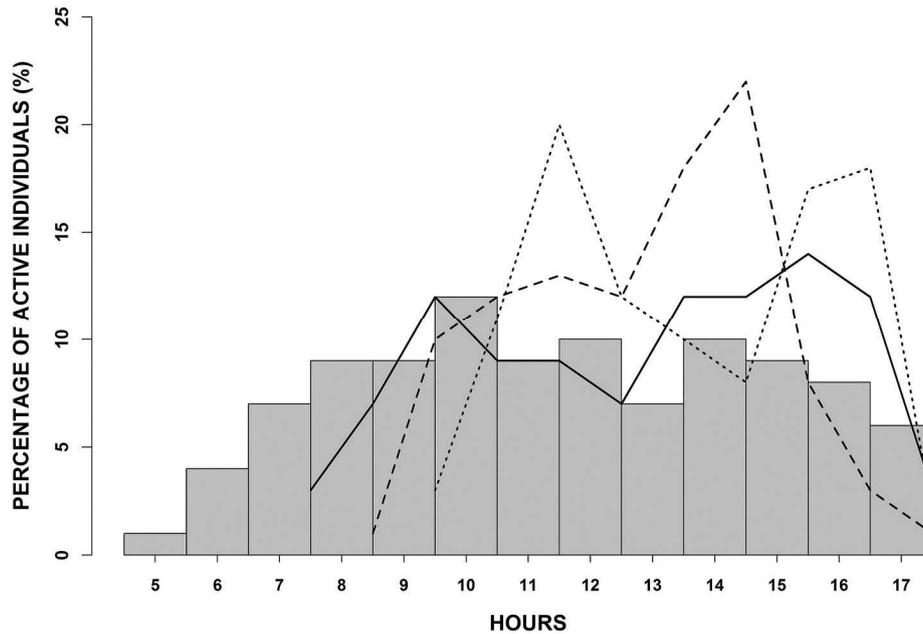


Fig. 3. Percentage of active individuals of *Gonatodes humeralis* per 1-h intervals in Trairi (bars - Caatinga area of the present study) and three Amazonian populations (based on published data). Curuá-Una in solid line, Rio Formoso in dotted line, and pooled data from Amazonian in dashed line. Data from Amazonian populations were obtained from: Vitt et al. (1997) (Curuá-Una and pooled data from Amazon) and Vitt et al. (2000) (Rio Formoso).

Table 1

The temporal, spatial and food niche breadths of *Gonatodes humeralis* in Trairi (Caatinga area of the present study) and five Amazonian populations (based on published data). Maximum values are provided in bold. Data from Amazonian populations were obtained from: Vitt et al. (1997) (Caracará, Curuá-Una and pooled data from Amazon), Vitt et al. (2000) (Rio Formoso) and Miranda and Andrade (2003) (São Luís). NA denotes not available data.

Localities	Temporal (B_t)	Spatial (B_s)	Food (B_f)
Trairi - CE	0.937	0.424	0.620
Curuá-Una - PA	0.874	0.512	NA
Rio Formoso - RO	0.699	0.481	0.538
Amazon combined	0.692	NA	NA
Caracará - RR	NA	0.564	NA
São Luís - MA	NA	NA	0.487

Table 2

The percentage of microhabitat categories used by *Gonatodes humeralis* in Trairi (Caatinga area of the present study) and in three Amazonian populations (based on published data). Trunks and branches (TB), fallen logs (FL), termite mounds (TM) and leaf litter (LL). Maximum values are provided in bold. Data from Amazonian populations were obtained from: Vitt et al. (1997) (Caracará and Curuá-Una) and Vitt et al. (2000) (Rio Formoso).

Localities	TB (%)	FL (%)	TM (%)	LL (%)
Trairi - CE	88.1	9.0	0	2.9
Rio Formoso - RO	59.1	22.1	11.7	6.5
Curuá-Una - PA	99.1	0	0	0.9
Caracará - RR	93.8	0	0	6.2

(Mann-Whitney - $U = 10012$, $p < 0.01$; Fig. 5). The species' spatial niche amplitude was also narrower in Trairi ($B_s = 0.42$) than in the Amazonian populations (Table 1).

Concerning trophic ecology, Araneae, Coleoptera and Orthoptera were the most important food items in the diet of the *G. humeralis* population in Trairi (Table 3). The individuals from Trairi consumed prey in a similar proportion to those available in the environment ($O_f = 0.60$), and presented a higher food niche overlap index than expected by chance (Null modelling with RA3 - p (observed \leq expected) = 0.99, p

(observed \geq expected) = 0.01). The food niche breadth of *G. humeralis* was broader in Trairi ($B_f = 0.62$) than in Amazonian populations (Table 1). Araneae and Insect larvae figure out, together or separately, among the three volumetrically most important prey categories in the majority of the populations analyzed (Fig. 6). There was no compositional difference between prey communities consumed by *G. humeralis* between Caatinga and Amazon biomes (ANOSIM - $R = 0.13$; $p = 0.64$), but there was a significant difference based on the geographical location of populations (ANOSIM $R = 0.44$; $p = 0.04$). Trairi and São Luís populations, located in the northeast region of Brazil, showed more similar prey communities to each other when compared to westernmost Amazonian populations (Rio Formoso, Caracará, Curuá-Una and Cuyabeno).

4. Discussion

Our results corroborated the prediction that *G. humeralis* living under the influence of a semiarid climate would present a smaller body size than populations of tropical rainforests. The population of Trairi presented a smaller body size than all the investigated Amazonian populations (Vitt et al., 1997, 2000). This type of geographical variation in body size can be influenced by abiotic (e.g. temperature), biotic (e.g. availability of resources) factors or even the interaction between them (Ashton and Feldman, 2003; Vinarski, 2014). Such morphological variation is consistent with theoretical predictions for small ectothermic organisms exposed to increased environmental temperatures (Sagonas et al., 2013). Additionally, considering the climatic, floristic and phyto-physiognomic differences between the studied area and the Amazonian forests previously investigated (see details in Methods, subsection 2.1), it is possible that a relatively lower availability of food may prevent individuals from the Trairi population from reaching larger body sizes (Ashton and Feldman, 2003), mainly during the seasonally dry periods in Caatinga domain. Furthermore, we cannot disregard that the growth rate of lizards is dependent on the individuals' metabolic balance, which in turn is closely related to the length of the activity period and the temperature of the environment where they live (Sinervo et al., 2010).

The body temperature of *G. humeralis* in Trairi was higher than the

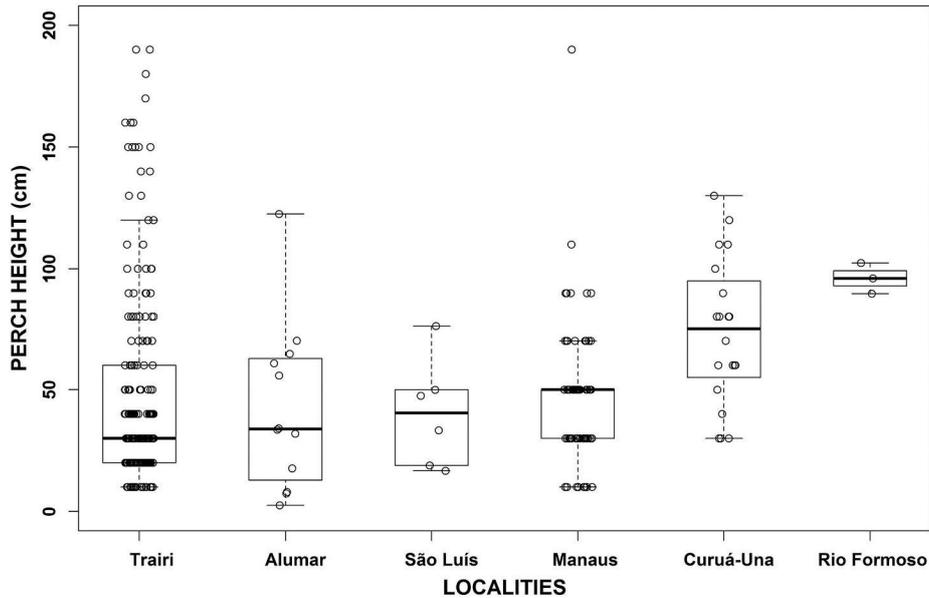


Fig. 4. The perch height used by *Gonatodes humeralis* in Trairi (Caatinga area of the present study) and five Amazonian populations (based on published data). Data from Amazonian populations included in the analysis were obtained from: Vitt et al. (1997) (Curuá-Una), and Oda (2008) (Manaus). Data from Vitt et al. (2000) (Rio Formoso), Miranda and Andrade (2003) (Alumar), and Miranda et al. (2010) (São Luís) presented only for graphic illustration, see Methods subsection 2.4.

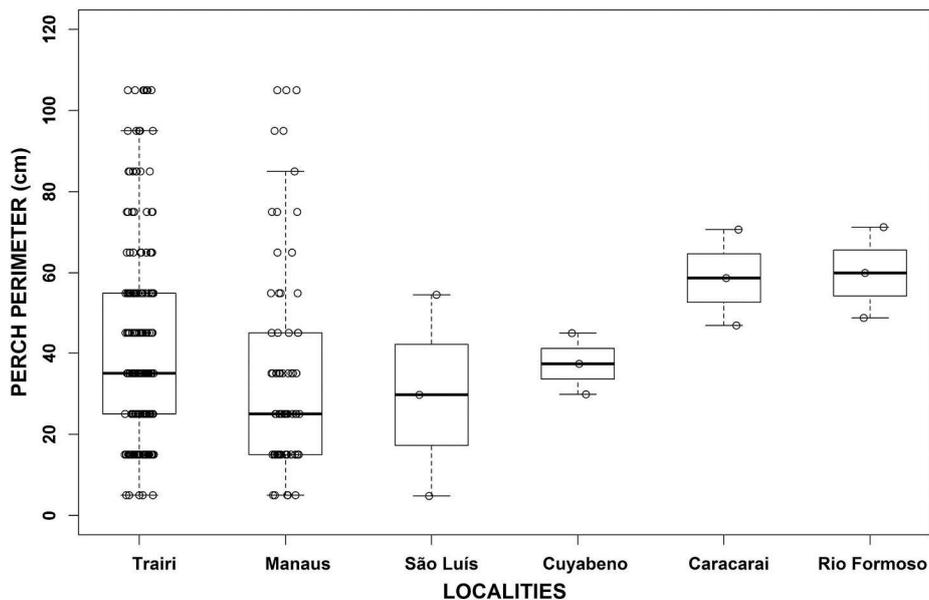


Fig. 5. The perch perimeter used by *Gonatodes humeralis* in Trairi (Caatinga area of the present study) and five Amazonian populations (based on published data). Data from Amazonian populations included in the analysis were obtained from: Oda (2008) (Manaus). Data from Vitt et al. (1997) (Caracarai and Cuyabeno), Vitt et al. (2000) (Rio Formoso), and Miranda et al. (2010) (São Luís) presented only for graphic illustration, see Methods subsection 2.4.

activity temperature recorded in Amazonian populations. Although there are no inter-population differences in this parameter across the Amazon (Vitt et al., 1997), our results revealed that on a wider spatial scale under climatic extremes (i.e. between distinct biomes) such geographical variations may emerge. In addition, although corporal temperatures show relatively low variation among lizard populations (Kiefer et al., 2005; Diele-Vegas et al., 2018), this feature is usually related to local temperature fluctuations, especially in small species that live in shaded environments as our study model (Wu et al., 2018). In this sense, all studies on the thermal biology of *G. humeralis* have shown a positive relationship between the body temperatures and those from microhabitats, especially in relation to air temperatures (Vitt et al.,

1997, 2000; Miranda et al., 2010). Therefore, the higher body temperature of *G. humeralis* in Trairi can be explained by the typical high temperatures of environments under influence of the Caatinga morphoclimatic domain. While revealing geographic variation in the corporal temperature of *G. humeralis*, these results suggest that the species show a relatively high thermal tolerance.

Contrary to the expected for relatively warmer environments, we did not observe restriction of the activity period in the population of *G. humeralis* inhabiting coastal forests in the Caatinga domain compared to populations from Amazon (Vitt et al., 1997, 2000). Although we found active individuals up to 3 h earlier than commonly recorded in the Amazon environment, the pattern of daily activity of *G. humeralis* in

Table 3

The frequency (number of lizards that feed on each prey type), dominance (number of preys in the stomachs), volume (volume of ingested preys in mm³) and Relative Importance Index (RII) for each food category in the diet of *Gonatodes humeralis* (n = 60) in Trairi (Caatinga area of the present study). Percentage values are provided between parenthesis and NA means non-available data.

Food category	Frequency	Dominance	Volume (mm ³)	RII (%)
Araneae	21 (35)	37 (12.2)	473.57 (20.7)	22.65
Coleoptera	25 (41.7)	30(9.9)	323.07 (14.2)	21.91
Orthoptera	22 (36.7)	17 (5.6)	183.47 (8)	16.77
Insect larvae	15 (25)	18 (5.9)	376.25 (16.5)	15.81
Hymenoptera	18 (30)	24 (7.9)	141.95 (6.2)	14.71
Diptera	16 (26.7)	24 (7.9)	64.41 (2.8)	12.47
Insect eggs	9 (15)	42 (13.9)	46.18 (2)	10.29
Isopoda	11 (18.3)	33 (10.9)	25.33 (1.1)	10.11
Formicidae	9 (15)	11 (3.6)	100.43 (4.4)	7.68
Arthropod parts	11 (18.3)	10 (3.3)	30.44 (1.3)	7.66
Blattodea	6 (10)	6 (2.0)	247.2 (10.8)	7.60
Lizard skin	6 (10)	6 (2.0)	212.04 (9.3)	7.09
Gastropoda	6 (10)	17 (5.6)	11.78 (0.5)	5.38
Pseudoscorpiones	6 (10)	7 (2.3)	3.8 (0.2)	4.16
Scorpiones	4 (6.7)	5 (1.7)	21.12 (0.9)	3.08
Dermaptera	4 (6.7)	4 (1.3)	0.2 (<0.1)	2.67
Acari	3 (5)	3 (1)	1.18 (0.1)	2.01
Hemiptera	3 (5)	3 (1)	NA	NA
Chilopoda	2 (3.3)	2 (0.7)	9.6 (0.4)	1.47
Odonata	2 (3.3)	2 (0.7)	NA	NA
Diplopoda	1 (1.7)	1 (0.3)	9.1 (0.4)	0.80
Isopoda	1 (1.7)	1 (0.3)	1.9 (0.1)	0.69
Total	60 lizards	303 itens	2283.02 mm ³	

Trairi did not differ from that observed in Amazonian populations, with the majority of individuals being active around the hottest hours of the day. On the one hand, the maintenance of the extension of the activity period might be a consequence of the species' relatively high thermal tolerance, which can operate between 24 °C and 33 °C. Conversely, the observed results might be intrinsically associated with habitat use and the thermoregulatory behavior of *G. humeralis* (Oda, 2008). This species lives mainly within the forests (ombrophilous - Miranda et al., 2010) and, as such, are not usually exposed to direct sunlight (non-heliotherm - Vitt et al., 2008). Such characteristics enable the temperatures experienced by *G. humeralis* in its microhabitats in Trairi to be considerably lower than those estimated for the general habitat, which allows for longer periods of activity than expected.

Regarding resource use, the theory predicts a tendency to specialism if there is a great diversity of resource available in the environment

(Pianka, 1973; Pearman et al., 2010). Therefore, considering that coastal forests inserted in the Caatinga domain would present less availability of space and food resources for *G. humeralis* in comparison to the Amazonian rainforest (see details in Methods, subsection 2.1), we predicted that the population from Trairi would be relatively more generalist in the habitat use and diet in relation to the Amazonian populations. However, regarding habitat use, the spatial niche breadth of the Trairi population was narrower than in Amazon, indicating that *G. humeralis* is relatively more specialist in this area under the influence of a semi-arid climate. Indeed, in Trairi *G. humeralis* behaved quite differently from what is known for the Amazon, being found at lower heights than those reported for the Amazonian populations (Vitt et al., 1997) and using thicker trunks than that observed in Manaus (Nunes, 1984; Oda, 2008). The use of lower perches by *G. humeralis* in Trairi seem similar to the pattern of microhabitat use of its Amazon congener, *Gonatodes hasemani* (Vitt et al., 2000). These less arboreal habits might facilitate finding shelters in the leaf litter (Oda, 2008), preventing them to be caught by arboreal predators such as snakes and birds (e.g. Avila-Pires, 1995; Aguiar and Costa-Campos, 2014). In addition, although they use trunks with a wide variety of thicknesses, we observed that the population of *G. humeralis* in Trairi tended to select thicker trunks among those available in the environment, while in the Amazon the species seems to use the perches available regardless of their thickness (Oda, 2008; Miranda et al., 2010). In that sense, given its non-heliothermic habits and as thicker trunks offer a greater shaded area, *G. humeralis* may be using these substrates to avoid overheating in a relatively warmer environment. This compensation in microhabitat selection by thermal contingencies has already been evidenced for other lizards (Benício et al., 2021). However, it remains unknown in which extension the predation pressure, the overheating risk, or a combination of both mediate such peculiarities in the microhabitat use of *G. humeralis* in the study area.

In terms of their food resources, the behavior of *G. humeralis* in Trairi met the theoretical expectations, with the population being more generalist than Amazonian populations. Even though the main food items have been relatively conserved among populations (e.g. high volumetric importance of Araneae and Insect larvae), the diet's composition was more diversified in the Caatinga population and significantly differed among localities from Northeast (Trairi and São Luís) and North (Rio Formoso, Caracará and Curuá-Una) regions of Brazil. These results are consistent with the premise that food availability in the study area is more limited than in the Amazon. Therefore, it would be plausible that individuals were less demanding in prey

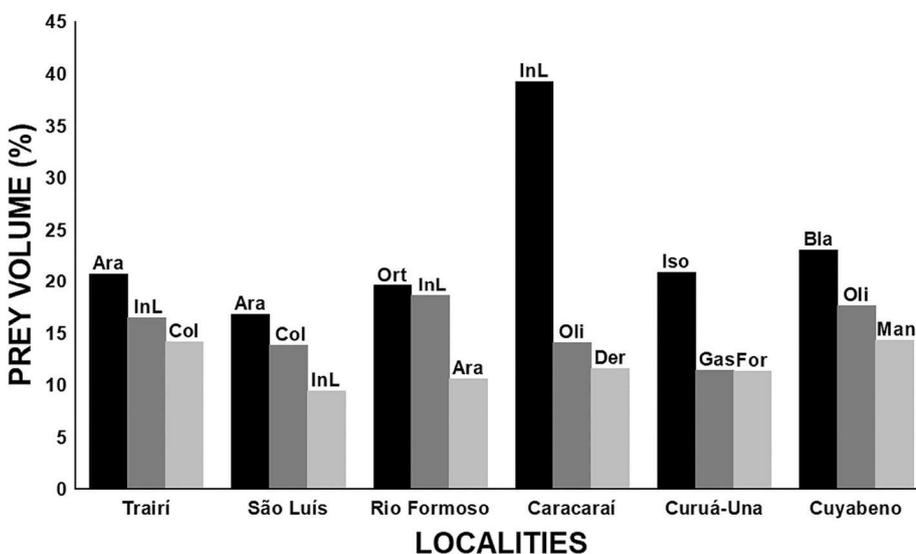


Fig. 6. The relative volume (%) of the three most important prey categories consumed by *Gonatodes humeralis* in Trairi (Caatinga area of the present study) and five Amazonian populations (based on published data). Ara - Araneae, Bla - Blattodea, Col - Coleoptera, Der - Dermaptera, For - Formicidae, Gas - Gastropoda, InL - Insect larvae, Iso - Isopoda, Man - Mantodea, Oli - Oligochaeta, Ort - Orthoptera. Data from Amazonian populations were obtained from: Vitt et al. (1997) (Caracará, Curuá-Una and Cuyabeno), Vitt et al. (2000) (Rio Formoso) and Miranda and Andrade (2003) (São Luís).

consumption (Schoener, 1971). Accordingly, the trophic selectivity analysis revealed that the studied population consumed prey according to its availability in the environment, demonstrating an opportunistic eating behavior already evidenced in many ways among Caatinga lizards (e.g. Kolodiuk et al., 2010; Passos et al., 2013c). In fact, the high consumption of sedentary prey by *G. humeralis* in Trairi, such as spiders and insect larvae, matches with its microhabitat use relatively close to the leaf litter. Besides that, the high importance of beetles in its diet can be associated to a great abundance of coleopterans inside fallen logs, which were the second more frequently used microhabitat by *G. humeralis* in the study site. Thus, the variations observed in the diet of *G. humeralis* corroborated previous observations, which suggest that the interpopulation variation in lizards' feeding ecology is primarily determined by differences in food availability between habitats (Siqueira et al., 2013; Novosolov et al., 2017).

Our findings described for the first time, autoecological aspects of a small Neotropical lizard in a hot and seasonally dry environment at the eastern edge of its distribution, which is different from what is experienced by most Amazonian populations. Our results expand the understanding of geographical variation in biological attributes among populations of the same species and reveal adjustments conducted by biotic and abiotic factors in different morphological, ecological and behavioral traits.

CRedit authorship contribution statement

Francisco Robson Carvalho de Oliveira: Investigation, Writing – original draft, Resources, Visualization. **Daniel Cunha Passos:** Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Investigation, Data curation, Resources, Writing – review & editing, Visualization, Supervision, Project administration. **Diva Maria Borges-Nojosa:** Resources, Supervision, Funding acquisition.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

We thank Romualdo de Castro and Vera M. Praciano for providing logistical support to the fieldwork and all colleagues who contributed to field sampling and laboratory procedures. We are also grateful to Dione Seripierri and Gustavo Rizzi from the library of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP for providing us with a hard-to-get reference, and Leonardo França, Marcos Sales, Nikolai Cuthill and two anonymous reviewers for the critical review and valuable contributions to the manuscript. We also thank the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio for the collecting permits (N° 58070-1 e N° 57169-1). This study was funded in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), Finance Code 001.

Appendix A. List of voucher specimens

Trairi municipality, Ceará state, Brazil: CHUFL 6593-6022, CHSA R 261–267, CHSA R 284–291, and CHSA R 475–489.

References

- Aguiar, K.M.O., Costa-Campos, C.E., 2014. *Gonatodes humeralis* (Trinidad gecko). Predation. Herpetol. Rev. 45 (3), 498–499.
- Ashton, K.G., Feldman, C.R., 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. Evolution 57 (5), 1151–1163.
- Avila-Pires, T.C., 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (reptilia: squamata). Zool. Verhandl. 299 (1), 1–706.
- Bendami, S., Znari, M., Loulida, S., 2018. Inter-population and seasonal changes in food habits of the Moroccan Spiny-tailed lizard along an aridity gradient. Amphibia-Reptilia 39 (3), 303–315.
- Benício, R.A., Passos, D.C., Mencía, A., Ortega, Z., 2021. Microhabitat selection of the poorly known lizard *Tropidurus lagunablanca* (Squamata: Tropiduridae) in the Pantanal, Brazil. Papéis Avulsos Zool. 61 e20216118–e20216118.
- Bubadué, J. de M., Cáceres, N., Carvalho, R., dos, S., Meloro, C., 2016. Ecogeographical variation in skull shape of South-American canids: abiotic or biotic processes? Evol. Biol. 43 (2), 145–159.
- Carvalho Jr., E.A.R., Lima, A.P., Magnusson, W.E., Albarnaz, A.L.K.M., 2008. Long-term effect of forest fragmentation on the Amazonian gekkonid lizards, *Coleodactylus amazonicus* and *Gonatodes humeralis*. Austral Ecol. 33 (6), 723–729.
- Crispo, E., Chapman, L.J., 2010. Geographic variation in phenotypic plasticity in response to dissolved oxygen in an African cichlid fish. J. Evol. Biol. 23 (10), 2091–2103.
- Curtis, J.T., 1959. The Vegetation of Wisconsin: an Ordination of Plant Communities. University of Wisconsin Press.
- Diele-Viegas, L.M., Vitt, L.J., Sinervo, B., Colli, G.R., Werneck, F.P., Miles, D.B., Magnusson, W.E., Santos, J.C., Sette, C.M., Caetano, G.H.O., Pontes, E., Ávila-Pires, T.C.S., 2018. Thermal physiology of Amazonian lizards (reptilia: squamata). PLoS One 13 (3).
- Dunham, A.E., 1983. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. In: Huey, R.B., Pianka, E.R., Schoener, T.W. (Eds.), Lizard Ecology: Studies of a Model Organism. Harvard University Press, pp. 261–280.
- Endler, J.A., 1977. Geographic Variation, Speciation, and Clines, tenth ed. Princeton University Press, New Jersey.
- FUNCEME, 2016. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. Disponível em. Acesso em: 05 nov. 2016. <http://www.funceme.br>.
- Garda, A.A., Costa, G.C., França, F.G., Giugliano, L.G., Leite, G.S., Mesquita, D.O., Nogueira, C., Tavares-Bastos, L., Vasconcelos, M.M., Vieira, G.H.C., Vitt, L.J., Werneck, F.P., Wiederhecker, H.C., Colli, G.R., 2012. Reproduction, body size, and diet of *Polychrus acutirostris* (Squamata: Polychrotidae) in two contrasting environments in Brazil. J. Herpetol. 46 (1), 2–8.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2004. EcoSim: Null Models Software for Ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho. VT 05465.
- Grigg, J.W., Buckley, L.B., 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. Biol. Lett. 9 (2), 20121056.
- IPECE, Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará, 2016. Perfil Básico Municipal: Trairi. Disponível em. <https://www.ipece.ce.gov.br/perfil-municipal-2017/>. Acesso em: 20 abr. 2020.
- Kiefer, M.C., Van Sluys, M., Rocha, C.F.D., 2005. Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: do body temperatures vary along their geographic range? J. Therm. Biol. 30 (6), 449–456.
- Kiefer, M.C., Van Sluys, M., Rocha, C.F.D., 2008. Clutch and egg size of the tropical lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) along its geographic range in coastal eastern Brazil. Can. J. Zool. 86 (12), 1376–1388.
- Kolodiuk, M.F., Ribeiro, L.B., Freire, E.M.X., 2010. Diet and foraging behavior of two species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) in the Caatinga of northeastern Brazil. South Am. J. Herpetol. 5 (1), 35–44.
- Meir, P., Pennington, R.T., 2011. Climatic change and seasonally dry tropical forests. In: Seasonally Dry Tropical Forests. Island Press, pp. 279–299.
- Mesquita, D.O., Colli, G.R., 2003. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). Copeia (2), 285–298.
- Michael, D.R., Banks, S.C., Piggott, M.P., Cunningham, R.B., Crane, M., MacGregor, C., McBurney, L., Lindenmayer, D.B., 2014. Geographical variation in body size and sexual size dimorphism in an Australian lizard, Boulenger's skink (*Morethia boulengeri*). PLoS One 9 (10), e109830.
- Miranda, J.P., Andrade, G.V., 2003. Seasonality in diet, perch use, and reproduction of the gecko *Gonatodes humeralis* from eastern Brazilian Amazon. J. Herpetol. 37 (2), 433–438.
- Miranda, J.P., Ricci-Lobão, A., Rocha, C.F.D., 2010. Influence of structural habitat use on the thermal ecology of *Gonatodes humeralis* (Squamata: gekkonidae) from a transitional forest in Maranhão, Brazil. Zoologia (Curitiba) 27 (1), 35–39.
- Moreno-Rueda, G., Melero, E., Reguera, S., Zamora-Camacho, F.J., Alvarez-Benito, I., 2017. Prey availability, prey selection, and trophic niche width in the lizard *Psammotromus algirus* along an elevational gradient. Curr. Zool. 64 (5), 603–613.
- Moro, M.F., Macedo, M.B., Moura-Fé, M.M.D., Castro, A.S.F., Costa, R.C.D., 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. Rodriguésia 66 (3), 717–743.
- Novosolov, M., Rodda, G.H., Gainsbury, A.M., Meiri, S., 2018. Dietary niche variation and its relationship to lizard population density. J. Anim. Ecol. 87 (1), 285–292.
- Nunes, V.S., 1984. Ciclo de atividade e utilização do habitat por *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) em Manaus, Amazonas. Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo 35 (13), 147–152.
- Oda, W.Y., 2004. Communal egg laying by *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) in Manaus primary and secondary forest areas. Acta Amazonica 34 (2), 331–332.
- Oda, W.Y., 2008. Microhabitat utilization and population density of the lizard *Gonatodes humeralis* (guichenot, 1855) (reptilia: squamata: gekkonidae) in forest areas in Manaus, Amazon, Brazil. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais 3 (2), 165–177.
- Passos, D.C., Lima-Araújo, F., Melo, A.C.B., Borges-Nojosa, D.M., 2013a. New state record and distribution extension of the golden tegu *Tupinambis teguixin* (Linnaeus, 1758) (Squamata: Teiidae) to the Caatinga biome, northeastern Brazil. Check List. 9 (6), 1524–1526.

- Passos, D.C., Zanchi, D., Rocha, C.F.D., 2013b. Basking in shadows and climbing in the darkness: microhabitat use, daily activity and thermal ecology of the gecko *Phylllopezus periosus* Rodrigues, 1986. Short Note Herpetozoa 25 (3/4), 171–174.
- Passos, D.C., Zanchi, D., Souza, I.H.B., Gallão, M.I., Borges-Nojosa, D.M., 2013c. Frugivory of *Momordica charantia* (cucurbitaceae) by *Ameivula ocellifera* (squamata: Teiidae) in a coastal area of northeastern Brazil. Salamandra 49 (4), 234–236.
- Pearman, P.B., D'Amen, M., Graham, C.H., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., 2010. Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. Ecography 33 (6), 990–1003.
- Pianka, E.R., 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. Ecology 51 (4), 703–720.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. Annu. Rev. Ecol. Systemat. 4 (1), 53–74.
- R Development Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (Austria). Accessed 2017 May 10. <https://www.r-project.org/>.
- Roberto, I.J., Pinto, T., Schlickmann, Á., Fraga, A., 2014. From amazonia to the semi-arid: the unexpected record of *Gonatodes humeralis* (squamata: Sphaerodactylidae) for the Caatinga biome. Herpetol. Notes 7 (1), 309–311.
- Rocha, C.F.D., Vrcibradic, D., Teixeira, R.L., Cuzzuol, M.G., 2002. Interpopulational variation in litter size of the skink *Mabuya agilis* in southeastern Brazil. Copeia (3), 857–864.
- Rohatgi, A., 2017. WebPlotDigitizer Version 4.0 website. <https://automeris.io/WebPlot-Digitizer>, 12 dec 2017.
- Sagonas, K., Meiri, S., Valakos, E.D., Pafilis, P., 2013. The effect of body size on the thermoregulation of lizards on hot, dry Mediterranean islands. J. Therm. Biol. 38 (2), 92–97.
- Schäuble, C.S., 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. Biol. J. Linn. Soc. 82 (1), 39–56.
- Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies. Annu. Rev. Ecol. Systemat. 2 (1), 369–404.
- Sinervo, B., Mendez-De-La-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarquengoytia, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites Jr., J.W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. Science 328 (5980), 894–899.
- Siqueira, C.C., Kiefer, M.C., Sluys, M.V., Rocha, C.F.D., 2013. Variation in the diet of the lizard *Tropidurus torquatus* along its coastal range in Brazil. Biota Neotropica 13 (3), 93–101.
- Tinkle, D.W., Dunham, A.E., 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. Copeia 1–18.
- Vinarski, M.V., 2014. On the applicability of Bergmann's rule to ectotherms: the state of the art. Biol. Bull. Rev. 4 (3), 232–242.
- Vitt, L.J., Magnusson, W.E., Ávila-Pires, T.C., Lima, A.P., 2008. Guide to the Lizards of Reserva Adolpho Ducke, Central Amazonia. Attema Design Editorial.
- Vitt, L.J., Souza, R.A., Sartorius, S.S., Ávila-Pires, T.C.S., Espósito, M.C., 2000. Comparative ecology of sympatric *Gonatodes* (squamata: gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. Copeia (1), 83–95.
- Vitt, L.J., Zani, P.A., Ávila-Pires, T.C., Espósito, M.C., 1998. Geographical ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* in the Amazon rain forest. Can. J. Zool. 76 (9), 1671–1680.
- Vitt, L.J., Zani, P.A., de Barros, A.A.M., 1997. Ecological variation among populations of the gekkonid lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon Basin. Copeia 32–43.
- Webber, M.M., Bryson Jr., R.W., 2015. Geographic variation in the thermal biology of a widespread Sonoran Desert arachnid, *Centruroides sculpturatus* (Arachnida: scorpiones). J. Arid Environ. 121 (1), 40–42.
- Wapstra, E., Swain, R., O'Reilly, J.M., 2001. Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. Copeia (3), 646–655.
- West-Eberhard, M.J., 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. Annu. Rev. Ecol. Systemat. 20 (1), 249–278.
- Wu, Q., Dang, W., Hu, Y., Hong-Liang, L., 2018. Altitude influences thermal ecology and thermal sensitivity of locomotor performance in a toad-headed lizard. J. Therm. Biol. 71, 136–141.