



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

ANA CAROLINA BRASILEIRO MELO

**INFLUÊNCIA DO ESTÁGIO DE REGENERAÇÃO DA VEGETAÇÃO NATIVA E
DO USO AGRÍCOLA DO SOLO NA DIVERSIDADE, HOMOGENEIZAÇÃO
BIÓTICA E ECOLOGIA DE LAGARTOS EM ÁREAS DO DOMÍNIO CAATINGA**

FORTALEZA

2022

ANA CAROLINA BRASILEIRO MELO

INFLUÊNCIA DO ESTÁGIO DE REGENERAÇÃO DA VEGETAÇÃO NATIVA E DO
USO AGRÍCOLA DO SOLO NA DIVERSIDADE, HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA E
ECOLOGIA DE LAGARTOS EM ÁREAS DO DOMÍNIO CAATINGA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila

FORTALEZA

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- M485i Melo, Ana Carolina Brasileiro.
Influência do estágio de regeneração da vegetação nativa e do uso agrícola do solo na diversidade, homogeneização biótica e ecologia de lagartos em áreas do domínio caatinga / Ana Carolina Brasileiro Melo. – 2022.
132 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Bioquímica , Fortaleza, 2022.
Orientação: Prof. Dr. Robson Waldemar Ávila.
1. Biodiversidade. 2. Degradação ambiental. 3. Dissimilaridade. 4. Diversidade funcional. 5. Squamata. I. Título.
- CDD 572
-

ANA CAROLINA BRASILEIRO MELO

**INFLUÊNCIA DO ESTÁGIO DE REGENERAÇÃO DA VEGETAÇÃO NATIVA E DO
USO AGRÍCOLA DO SOLO NA DIVERSIDADE, HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA E
ECOLOGIA DE LAGARTOS EM ÁREAS DO DOMÍNIO CAATINGA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Dr. Robson Waldemar Ávila (Orientador)

Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Conrado Aleksander Barbosa Galdino

Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC Minas)

Dr. Daniel Oliveira Mesquita

Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

Dra. Mara Cíntia Kiefer

Universidade Federal Fluminense (UFF)

Dr. Samuel Cardozo Ribeiro

Universidade Federal do Cariri (UFCA)

A meu pai, Neuton Manoel de Melo, que
sempre acreditou em mim, em memória.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Izabel Brasileiro e Neuton Melo (em memória) por sempre me apoiarem e me ajudarem nessa jornada que foi a pós-graduação.

Ao meu esposo Fred Lima por todo apoio e colaboração em minha vida pessoal e acadêmica e aos meus filhos Ian Taylor e Ravi por serem minha fonte de inspiração sempre.

Agradeço ao Robson Ávila pela orientação, por sempre me apoiar e por sempre ter a palavra certa quando eu precisei de um conselho.

Agradeço à Daniel Mesquita, Francisca Soares e Waldir Mantovani pela revisão do projeto de tese, à Igor Joventino, Deborah Praciano e Ronildo Benício pela revisão da pré-tese para o exame de qualificação, e em especial ao Bruno Menezes, que além da revisão sempre esteve disponível para tirar dúvidas e contribuir com minhas análises estatísticas. Agradeço a Conrado Galdino, Daniel Mesquita, Mara Kiefer, Samuel Cardozo, Deborah Praciano e Igor Joventino pela revisão da tese e aos colegas Ronildo Benício, Guilherme Gonçalves e Elvis Franklin pela coautoria em manuscritos desta tese.

Agradeço aos colegas do antigo Laboratório de Herpetologia da URCA Dionísio, Fernanda, Silvilene, Kaique, Heitor, Samantha, Kássio, Guilheme, Denismara e Ricardo pela ajuda nas coletas de campo. Agradeço à Dalilange por colaborar na organização dos materiais para as coletas e à Cristiane Ferreira pelos ensinamentos de necropsia de lagartos e coleta e fixação de parasitos. Agradeço em especial a Elvis Franklin que liderou uma das coletas de campo devido minha gravidez já avançada e pelos ensinamentos e colaboração na montagem de lâminas para identificação de parasitos. Agradeço também aos estudantes de Ciências Biológicas e membros do Laboratório de Herpetologia da UVA (CHUVA) José, Lucas Cavalcanti, Lucas Maciel, Davi e Vionato pela colaboração nas coletas e ao Luan que também ajudou na identificação da dieta de alguns espécimes de *Ameivula pyrrhogularis*.

Agradeço ao Núcleo Regional de Ofiologia (NUROF) pelo apoio com materiais de laboratório e pela deposição dos espécimes coletados e ao Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBIO) pelas licenças de coleta.

Agradeço aos gestores e funcionários do Parque Nacional de Ubajara, Parque Nacional de Sete Cidades e Estação Ecológica de Aiuba pela receptividade e por cederem espaço para nossa estadia durante as atividades de campo.

Agradeço aos meus tios Raimundo (em memória), Toinha, Bah e Sônia por me acolherem em suas residências durante a estadia em Fortaleza.

Agradeço à UFC e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) por todo o suporte em minha formação, aos professores do PPGERN por toda colaboração e ensinamento e à CAPES pela concessão de bolsa de estudos.

Agradeço ao Funbio, em parceria com o Instituto Humanize pelo financiamento da maior parte das atividades de campo e ao projeto “Conservação da biodiversidade em nível de paisagem: mudanças climáticas e distúrbios antropogênicos” (CNPQ/ICMBIO/ FAPs nº 18/2017 - processo nº 421350/2017-2) pelo financiamento nas primeiras coletas.

RESUMO

Alterações de origem antropogênica no habitat configuram-se como uma das principais ameaças à biodiversidade. Compreender como a diversidade de espécies e suas funções são afetadas pelas mudanças antrópicas é crucial para avaliar a ação dos impactos ambientais, além de contribuir para a tomada de decisões voltadas à proteção do meio ambiente. Neste trabalho avaliamos como a diversidade taxonômica e funcional em taxocenoses de lagartos (*Squamata*), bem como em aspectos de sua ecologia, respondem a mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para a agricultura. No Capítulo I apresentamos como métricas de diversidade taxonômica (riqueza, equitabilidade e abundância) e funcional (riqueza funcional, equitabilidade funcional e divergência funcional) respondem a estas mudanças em diferentes tipos de vegetação no domínio Caatinga (*Caatinga sensu stricto*, Cerrado *sensu stricto* e Floresta Úmida Relictual). Utilizamos áreas de vegetação preservada (localizadas dentro das unidades de conservação) como controle e comparamos aos demais estágios de regeneração da vegetação nativa (vegetação preservada, vegetação secundária fechada e vegetação secundária aberta) e com uso para agricultura. Houve redução na equitabilidade e aumento da abundância em todos os tipos de vegetação, e redução da equitabilidade funcional na *Caatinga sensu stricto* principalmente em áreas de agricultura e estágios mais iniciais de regeneração da vegetação nativa (vegetação secundária aberta). Assim, as taxocenoses nestas categorias foram dominadas por um menor número de espécies e tiveram um aumento da abundância de espécies tolerantes. A riqueza aumentou em áreas de agricultura na Floresta Úmida Relictual associada à perda de espécies florestais e colonização por espécies heliófilas, sugerindo que uma análise separada apenas da riqueza pode não ser suficiente para compreender de forma clara os efeitos de distúrbios ambientais nesse tipo de vegetação. No Capítulo II avaliamos se existem mudanças na riqueza em diferentes escalas (local e regional), na similaridade na composição de espécies, e se ocorre homogeneização taxonômica e funcional em escala regional levando em consideração mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para agricultura. Apesar de encontrarmos mudanças na riqueza de espécies em escala local (redução em uma das áreas de *Caatinga sensu stricto* e aumento na Floresta Úmida Relictual em áreas de agricultura) não registramos mudanças em escala regional, o que pode estar associado ao processo de homogeneização biótica. Identificamos um aumento da dissimilaridade taxonômica a nível local nas áreas de *Caatinga sensu stricto*, em áreas de agricultura, e na dissimilaridade taxonômica e funcional na Floresta

Úmida Relictual, mesmo em níveis mais tardios de regeneração da vegetação nativa (vegetação secundária fechada), indicando mudanças mais intensas de dissimilaridade nesse tipo de vegetação que nos demais tipos investigados. A nível regional identificamos homogeneização taxonômica em áreas de vegetação secundária aberta e de agricultura, mas não identificamos homogeneização funcional. É possível que estes aspectos sejam atribuídos, por exemplo, à redundância funcional. No Capítulo III avaliamos como o lagarto generalista *Tropidurus hispidus* é afetado em sua abundância, interação com parasitos e no uso do microhabitat com o uso do solo para a agricultura em relação a áreas de vegetação nativa. A abundância de *T. hispidus* aumentou em áreas de agricultura apenas na análise geral (escala regional) e na Floresta Úmida Relictual. Nas demais áreas (Caatinga *sensu stricto* e Cerrado *sensu stricto*) a espécie não aumentou em abundância, mas também não diminuiu. Registraramos diferenças na abundância e prevalência de helmintos heteroxênicos (maior em áreas conservadas) e monoxênicos (maior em áreas de agricultura). Não identificamos padrões claros na amplitude do nicho espacial, o que demonstra sua versatilidade no uso do microhabitat. Estes trabalhos contribuem para a ampliação do conhecimento da ecologia e dos efeitos de distúrbios ambientais sobre taxocenoses de lagartos.

Palavras-chave: biodiversidade; degradação ambiental; dissimilaridade; diversidade funcional; Squamata.

ABSTRACT

Anthropogenic alterations in the habitat are one of the main threats to biodiversity. Understanding how species diversity and their functions are affected by anthropic changes is crucial to assess the action of environmental impacts, in addition to contributing to decision-making aimed at protecting the environment. In this work, we evaluated how taxonomic and functional diversity in lizard (Squamata) assemblages, as well as aspects of their ecology, respond to changes in the stage of native vegetation regeneration and in land use for agriculture. In Chapter I, we present how taxonomic (richness, evenness and abundance) and functional (functional richness, functional evenness and functional divergence) metrics respond to these changes in different types of vegetation in the Caatinga domain (*Caatinga sensu stricto*, Cerrado *sensu stricto* and Relictual Humid Forest). We used areas of preserved vegetation (located within conservation units) as a control and compared it to the other stages of vegetation regeneration (closed secondary vegetation and open secondary vegetation) and with the use for agriculture. There was a reduction in evenness and an increase in abundance in all types of vegetation, and a reduction in functional evenness in *Caatinga sensu stricto*, mainly in areas of agriculture and earlier stages of vegetation regeneration (open secondary vegetation). Thus, the assemblages in these categories were dominated by a smaller number of species and had an increased abundance of tolerant species. Richness increased in areas of agriculture in the Relictual Humid Forest associated with the loss of forest species and colonization by heliophilous species, suggesting that a separate analysis of richness alone may not be sufficient to clearly understand the effects of environmental disturbances on this vegetation type. In Chapter II, we assess whether there are changes in richness at different scales (local and regional), in the similarity in species composition, and whether there is taxonomic and functional homogenization at a regional scale, taking into account changes in the stage of regeneration of native vegetation and in the agricultural land use. Although we found changes in species richness on a local scale (reduction in one of the areas of *Caatinga sensu stricto* and an increase in Relictual Humid Forest in agriculture areas), we did not record changes on a regional scale, which may be associated with the process of biotic homogenization. We identified an increase in taxonomic dissimilarity at the local level in *Caatinga sensu stricto* areas, in agricultural areas, and in taxonomic and functional dissimilarity in Relictual Humid Forest, even at later levels vegetation regeneration (closed secondary vegetation), indicating changes more intense dissimilarities in this type of vegetation than in the other investigated

types. At the regional level, we identified taxonomic homogenization in open secondary vegetation and agricultural areas, but we did not identify functional homogenization. It is possible that these aspects are attributed, for example, to functional redundancy. In Chapter III we evaluated how the generalist lizard *Tropidurus hispidus* is affected in its abundance, interaction with parasites and microhabitat use with agricultural land use in relation to areas of native vegetation. *T. hispidus* abundance increased in agricultural areas only in the general analysis (regional scale) and in the Relictual Humid Forest. In the other areas (Caatinga *sensu stricto* and Cerrado *sensu stricto*) the species did not increase in abundance, but neither did it decrease. We recorded differences in the abundance and prevalence of heteroxenous (higher in conserved areas) and monoxenous (higher in agricultural areas) helminths. We did not identify clear patterns in the spatial niche amplitude, which demonstrates its versatility in the use of the microhabitat. These works contribute to the expansion of knowledge of ecology and the effects of environmental disturbances on lizard taxa.

Keywords: biodiversity; environmental degradation; dissimilarity; functional diversity; Squamata.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	11
1.1	Padrões de diversidade e aspectos que o influenciam.....	11
1.2	Métricas de diversidade e suas facetas.....	11
1.3	Homogeneização biótica e o efeito da escala nos padrões de diversidade.....	13
1.4	Domínio Caatinga e seus tipos de vegetação.....	13
1.5	Lagartos como modelo de estudo.....	14
1.6	Padrão de resposta a distúrbios em espécies tolerantes.....	15
1.7	Organização e síntese da tese.....	15
2	CAPÍTULO I: INFLUENCE OF NATIVE VEGETATION REGENERATION AND AGRICULTURAL LAND USE ON LIZARD TAXONOMIC AND FUNCTIONAL DIVERSITY BETWEEN DIFFERENT VEGETATION TYPES IN CAATINGA DOMAIN, BRAZIL..	17
3	CAPÍTULO II: HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA EM TAXOCENOSES DE LAGARTOS ASSOCIADA A MUDANÇAS NO ESTÁGIO DE REGENERAÇÃO DA VEGETAÇÃO NATIVA E NO USO DO SOLO PARA A AGRICULTURA EM ÁREAS DO DOMÍNIO CAATINGA, BRASIL.....	64
4	CAPÍTULO III: EFFECTS OF AGRICULTURAL LAND USE IN ABUNDANCE, PARASITISM, AND MICROHABITAT USE OF THE GENERALIST LIZARD <i>Tropidurus hispidus</i> (SPIX, 1825).....	97
5	CONCLUSÃO.....	124
	REFERÊNCIAS.....	126

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Padrões de diversidade e aspectos que o influenciam

Avaliar os padrões de distribuição, riqueza e composição de espécies é um objetivo de destaque em estudos de ecologia, abordado por diferentes teorias, como a teoria de nicho (Grinnel, 1917; Elton, 1927; Hutchinson, 1959), teoria da biogeografia de ilhas (MacArthur; Wilson, 1967), teoria neutra (Hubbell, 2001) e teoria de montagem de comunidades (iniciada por Diamond, 1975).

É proposto que as taxocenoses locais são geradas a partir de um subconjunto de espécies encontradas em uma região (pool regional) (Pärtel et al., 1996). A composição local é influenciada pela capacidade de dispersão dos organismos e consequentemente da colonização de novos ambientes (revisão em Booth; Swanton, 2002). O sucesso na dispersão é acompanhado da capacidade que as espécies possuem de se adequar a condições e recurso locais (Grinnell, 1917; Elton, 1927). Mesmo adequando-se às condições ambientais, uma espécie só é capaz de se estabelecer se superar as imposições geradas pelas interações interespecíficas (Hutchinson, 1959). Estes processos e interações, relacionando-se dinamicamente com diferentes forças, ajudarão a definir a diversidade local de espécies (Soberón; Peterson, 2005).

Distúrbios ambientais geram alterações em condições (Vitt, 1998), recursos (Spann et al., 2020) e estrutura do habitat (Almeida-Gomes; Rocha, 2014; Flores; Zanette; Araujo, 2018), o que pode implicar diretamente na composição e distribuição de espécies (e.g. Hewitt et al., 2010; Almeida-Gomes; Rocha, 2014; Whitbeck et al., 2016). Dentre as formas de alterações antropogênicas, a conversão da vegetação nativa em áreas de agricultura está entre as principais ameaças à biodiversidade (Ellis et al., 2010). Após abandonada uma área de agricultura espera-se que características na diversidade sejam reconstituídas (Latawiec et al., 2016). Para se avaliar o efeito de impactos ambientais é necessário, entretanto, o uso de métricas de diversidade, que nos permitam considerar de forma prática como as mudanças estão ocorrendo.

1.2 Métricas de diversidade e suas facetas

Durante muito tempo métricas tradicionais como número de espécies (riqueza) e sua contribuição relativa (equitabilidade) foram dominantes em estudos de diversidade. Estas métricas, entretanto, não são fortes em prever o funcionamento da comunidade (Cianciaruso; Silva; Batalha, 2009). Deste modo, se quisermos compreender de forma mais dinâmica os

efeitos dos impactos ambientais sobre a biodiversidade devemos levar em consideração também outros aspectos, como funcionais e filogenéticos (Ouchi-Melo et al., 2018).

A diversidade funcional é entendida como a função que os organismos desempenham no ambiente, e pode ser analisada por meio de traços funcionais. Traços funcionais são características dos organismos associadas à forma como um ecossistema funciona ou opera (Tilman, 2001). A diversidade funcional, assim como métricas tradicionais, pode ser afetada por mudanças de origem antropogênica nos mais distintos grupos taxonômicos (e.g. Aves - Subasinghe; Sumanapala, 2014; Almeida et al., 2016; Anuros - Riemann et al., 2017; Flynn et al., 2009; Lagartos - Berriozabal-Islas et al., 2017), e gerar efeitos como aumento na chance de invasão por espécies exóticas, redução da produtividade (Chapin III, 2000), perda de funções (Hautier et al., 2018) e serviços ecossistêmicos (Sekercioglu, 2012).

Um importante mecanismo proposto para ligar diversidade de organismos ao funcionamento do ecossistema é a complementaridade de nicho na partição de recursos (Petchey, 2003; Riemann et al., 2017). Os recursos são divididos entre os animais de três principais formas, por seu tempo de atividade (padrão temporal), os lugares que exploram (padrão espacial) e os alimentos que consomem (padrão trófico) (Pianka, 1973). Deste modo, analisar esta gama de distribuição de caracteres deve constituir-se como uma boa medida para aferir traços funcionais às espécies, assim como fatores que influenciem seu crescimento, reprodução e sobrevivência (Rosenfeld 2002).

Assim como a diversidade taxonômica é particionada em riqueza e equitabilidade, a diversidade funcional também pode apresentar uma divisão semelhante (Mouillot et al., 2013a) e se beneficiar de uma análise mais refinada que a avaliação destes aspectos independentes podem trazer (e.g. Graham et al., 2009). A riqueza funcional (FRic) abrange o volume no espaço funcional ocupado pelas espécies (Villéger; Mason; Mouillot, 2008). Quanto mais ampla a distribuição de características maior a riqueza funcional (Mason et al., 2005). A equitabilidade funcional avalia como os traços estão distribuídos quanto à abundância no espaço funcional (Villéger; Mason; Mouillot, 2008). Quanto mais bem distribuída estão as características em abundância maior a FEve (Mason et al., 2005).

Outro componente que tem recebido destaque é a divergência funcional (FDiv) que avalia o quanto os táxons diferem quanto a sua abundância em relação a características extremas (Mason et al., 2005). A redução da FDiv pode estar relacionada à perda de espécies especialistas e consecutivamente de caracteres mais extremos no espaço funcional (Villéger et al., 2010) e seu aumento a um alto grau de diferenciação de nicho e baixa competição por recursos (Mason

et al., 2005). Todas essas métricas de diversidade funcional são amplamente utilizadas em estudos associados a impactos ambientais e numa grande variedade de grupos de organismos (e.g. lagartos - Berriozabal-Islas et al., 2017; aves - Matuoka et al., 2020; anfíbios – Moreira; De Castilhos; Castroviejo-Fisher, 2020), o que facilita sua discussão e análise. Avaliar diferentes facetas da diversidade diante do efeito de impactos ambientais, como a diversidade taxonômica e funcional podem contribuir para um melhor entendimento de como os organismos respondem a distúrbios ambientais (Biswas; Mallik, 2010; Song et al., 2014).

1.3 Homogeneização biótica e o efeito da escala nos padrões de diversidade

Respostas a distúrbios ambientais não são homogêneas, e podem variar, por exemplo, de acordo com a escala espacial investigada (Smart et al., 2006). Um aumento da diversidade em escala local, que englobe espécies exóticas e invasoras, pode não se resumir em um aumento em escala regional, visto que a repetição desse padrão em diferentes localidades de uma região pode se traduzir num processo de homogeneização biótica (Arnan; Cerdá; Rodrigo, 2020). A homogeneização biótica ocorre quando as espécies passam a ser cada vez mais similares quando comparadas diferentes áreas de estudo (Marcacci et al., 2021). A hipótese da heterogeneidade ambiental propõe que ambientes mais heterogêneos tendem a disponibilizar maior diversidade de recursos e consequentemente fornecem mais nichos realizados, contribuindo para um aumento da diversidade (Bazzaz, 1975; Stein; Gerstner; Kreft, 2014), assim áreas mais amplas geograficamente tendem a abranger uma maior diversidade de ambientes e consecutivamente uma maior diversidade biótica (Stein; Gerstner; Kreft, 2014).

Um dos processos que pode reduzir a heterogeneidade ambiental e consecutivamente causar homogeneização biótica é a conversão de vegetação natural em áreas de agricultura (Karp et al., 2012). A homogeneização biótica também pode ser investigada em diferentes facetas, como taxonômica e funcional, que podem apresentar respostas concomitantes (Liang et al., 2019) ou divergentes (Villéger et al., 2014), dependendo dos padrões de diversidade, por isso merecem ser investigadas conjuntamente. Além da escala espacial, outro fator que pode influenciar em respostas distintas a alterações ambientais, mesmo em grupos de organismos relacionados é o tipo de ambiente investigado, que pode variar, por exemplo, em condições ambientais (Biswas; Mallik, 2010).

1.4 Domínio Caatinga e seus tipos de vegetação

O domínio Caatinga está localizado na região nordeste do Brasil e apresenta como vegetação predominante a Caatinga *sensu stricto*, uma vegetação arbustiva-arbórea com adaptações frequentes a um clima semiárido, como presença de espinhos, microfilia e caducifolia em plantas (Prado, 2003). Nesta região as taxas de evapotranspiração excedem as de pluviosidade na maior parte do ano, causando déficit hídrico (Andrade et al., 2017). Sua fauna também possui adaptações comportamentais e fisiológicas ao período de estiagem, como migração em aves (Olmos et al., 2005; Araujo; Silva, 2017), e estivação em alguns anfíbios (Jared et al., 2020). O Nordeste brasileiro é fortemente ameaçado por impactos ambientais e a perda e fragmentação do habitat configuraram-se dentre as principais ameaças à fauna silvestre (Leal et al., 2005; Beuchle et al., 2015).

Apesar da Caatinga *sensu stricto* ser a vegetação predominante no Nordeste do Brasil, outros tipos de formações vegetais também são encontrados. Nos maciços residuais e planaltos sedimentares há a presença de Florestas Úmida, Mata seca e Carrasco. No litoral, áreas de Restinga e Mata de Tabuleiro, e em regiões de chapada e litorâneas, áreas de Cerrado (Moro et al., 2015). Devido a presença de diferentes tipos de vegetação, moldados por diferentes processos históricos e ecológicos, a Caatinga deve ser vista não como uma unidade vegetacional única, mas como um domínio (Queiroz et al., 2017). Esta variedade oportuniza avaliar o quanto amplo podem ser os padrões de mudanças na diversidade a partir de distúrbios ambientais levado em consideração diferentes tipos de vegetação.

1.5 Lagartos como modelo de estudo

Lagartos (Squamata) são bons modelos para se testar os efeitos de impactos ambientais, pois são de fácil visualização, apresentam diversidade de espécies consideravelmente bem conhecidas (Pincheira-Danoso et al., 2014; Mesquita et al., 2017) e respondem a distúrbios antropogênicos como fragmentação (Walkup; Leavitt; Fitzgerald, 2017), redução da heterogeneidade do habitat (Pianka, 1967) e uso da terra para agricultura (Glor et al., 2001; Janiawati; Kusrini; Mardiastuti, 2016, Berriozabal-Islas et al., 2017). Ecologicamente são importantes predadores (principalmente de artrópodes) e presas (aves, mamíferos, serpentes) na cadeia alimentar, e contribuem na dispersão de sementes e no controle de pragas (Valencia-Aguilar; Cortés-Gómez; Ruiz-Agudelo, 2013; Valido; Olesen 2019). Estudos que consideram as respostas conjuntas de diversidade taxonômica e funcional nos lagartos são escassos (por exemplo, Berriozabal-Islas et al., 2017), reforçando a importância de avaliar estes padrões em diferentes tipos de ambiente. Dentro de um grupo aparentado, como

os lagartos, entretanto, algumas espécies podem ser mais sensíveis que outras a alterações ambientais (Scott et al., 2006).

1.6 Padrão de resposta a distúrbios em espécies tolerantes

A forma como as espécies são afetadas pela antropização nem sempre segue um padrão geral de declínio. Enquanto algumas tendem a ser prejudicadas ou desaparecerem (Bell; Donelli, 2006; Suazo-Ortuño; Alvarado-Díaz; Martínez-Ramos, 2007), outras podem inclusive aumentar em abundância (MacGregor-Fors et al., 2017), sendo, ainda assim, um indicativo de antropização. As espécies especialistas tendem a ser afetadas mais negativamente diante de alterações ambientais (Mouillot et al., 2013b). Já as espécies generalistas utilizam uma ampla gama de recursos e tendem a se adaptar mais frequentemente (Canning; Death; Gardner, 2017). Levando em consideração que as espécies podem responder negativa ou positivamente diante de alterações ambientais, tanto espécies sensíveis como resistentes podem ser utilizadas como bioindicadoras.

Um exemplo de espécie resistente a alterações antrópicas encontrada no Nordeste do Brasil é o lagarto *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825). A espécie possui dieta generalista, sendo predominantemente insetívora, e possui o comportamento senta-e-espera como estratégia mais comum de forrageamento (Kolodiuk; Ribeiro; Freire, 2009). Em áreas naturais, utiliza principalmente de troncos de árvore como habitat para forrageamento e termorregulação (Albuquerque et al., 2018). *Tropidurus hispidus* é frequentemente encontrado em ambientes urbanos e demonstra se beneficiar com a antropização (Andrade et al., 2019). Apesar de serem descritos aspectos de sua história de vida como dieta, uso de microhabitat (Ribeiro; Freire, 2011; Albuquerque et al., 2018) e diversidade de parasitos (Ávila; Silva, 2010; Anjos et al., 2013; Galdino et al., 2014), as relações entre diferentes aspectos de sua história de vida (como uso do microhabitat e interação com parasitas) com as mudanças no uso do solo são desconhecidas. Assim, compreender estas perspectivas podem trazer respostas ainda mais refinadas de como lagartos tolerantes respondem a alterações ambientais.

1.7 Organização e síntese da tese

Neste trabalho avaliamos como a diversidade em taxocenoses de lagartos é afetada por mudanças no estágio de regeneração natural da vegetação nativa (vegetação preservada, vegetação secundária fechada e vegetação secundária aberta) e no uso do solo para agricultura, e se ocorre homogeneização biótica nas diferentes classes. Além disso, avaliamos como uma

espécie generalista de lagarto (*Tropidurus hispidus*) é afetada em sua história de vida com o uso do solo para a agricultura. Contemplando diferentes facetas da diversidade e abrangendo diferentes escalas de estudo buscamos trazer um panorama mais amplo de como os impactos ambientais no uso do solo afetam a biodiversidade.

No Capítulo I (manuscrito em processo de revisão na revista *Austral Ecology* – QUALIS A3, fator de impacto 2,08) apresentamos como a diversidade taxonômica (riqueza, equitabilidade e abundância) e funcional (FRic, FEve e FDiv) respondem a mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para agricultura em diferentes tipos de vegetação no domínio Caatinga (Caatinga *sensu stricto*, Cerrado *sensu stricto* e Floresta Úmida Relictual). Nossa hipótese é de que haverá uma redução nas métricas de diversidade em estágios mais precoces de regeneração da vegetação e em áreas de agricultura.

No Capítulo II (a ser submetido para a revista *Ecology and Evolution* – QUALIS A2, fator de impacto 2,91) avaliamos como a dissimilaridade na composição de espécies responde a mudanças no eságio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para agricultura em escala local e se ocorre homogeneização taxonômica e funcional em escala regional, bem como se as respostas na riqueza mudam em relação à escala. Esperamos que não haja mudança da riqueza com o aumento da escala, que a Floresta Úmida Relictual apresente mudanças mais intensas na dissimilaridade de espécies associada às alterações ambientais que os demais tipos de vegetação e que haja homogeneização taxonômica e funcional com em estágios mais precoces de regeneração da vegetação nativa e áreas de agricultura em escala regional.

No capítulo III (manuscrito em processo de revisão na revista *Herpetological Conservation and Biology* – QUALIS A4, fator de impacto 1,13) avaliamos como uma espécie generalista de lagarto (*Tropidurus hispidus*) é afetada em sua abundância, interação com endoparasitas e no uso do microhabitat em áreas de agricultura. Esperamos que haja um aumento da abundância de *T. hispidus* em áreas de agricultura, uma redução na abundância e prevalência de helmintos monoxênicos, mas não de heteroxênicos e uma redução na amplitude do nicho espacial. Todos os manuscritos estão formatados de acordo com as revistas supracitadas.

2 CAPÍTULO I

Influence of native vegetation regeneration and agricultural land use on lizard taxonomic and functional diversity between different vegetation types in Caatinga domain, Brazil

ANA CAROLINA BRASILEIRO,^{*1} RONILDO ALVES BENÍCIO², JOSÉ GUILHERME GONÇALVES GONÇALVES-SOUSA^{3,4} AND ROBSON WALDEMAR ÁVILA³

¹ Graduate Course of Ecology and Natural Resources, Department of Biology, Federal University of Ceará, Pici Campus, Fortaleza, CE, 60440-900, Brazil. E-mail address: carolbrmelo@hotmail.com

² Herpetology Laboratory, Department of Biology, Federal University of Ceará, Pici Campus, Fortaleza, CE, 60440-900, Brazil. E-mail address: benicio.herpeto@gmail.com

³ Regional Center of Ophiology, Department of Biology, Federal University of Ceará, Pici Campus, Fortaleza, CE, 60440-900, Brazil. E-mail address: robsonavila@gmail.com

⁴ Department of Biology, Regional University of Cariri, Campos Sales Campus, Ceará, Brazil. sousajgg@gmail.com

* Corresponding author. E-mail address: carolbrmelo@hotmail.com.

FUNDING

This work was supported by the Instituto Humanize (Data Collection and Processing) with the support of Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (FUNBIO), and in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001 (Scholarship). RAB and RWA were supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Proc. 305988/2018-2; 155556/2018-5; 151124/2020-5). CAPES, CNPq and Fundação Cearense de Apoio Científico e Tecnológico FUNCAP supported the project “Conservação da biodiversidade em nível de paisagem: mudanças climáticas e distúrbios antropogênicos” (CNPQ / ICMBIO / FAPs nº 18/2017 - process nº 421350 / 2017-2), responsible for financing the data collection.

DECLARATION OF COMPETING INTEREST

The authors declare no the conflict of interest.

ETHICS APPROVAL

Collection permission for animals released for Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio (nº 68031-1 and 72762).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Ana C Brasileiro: Conceptualization (equal); Funding acquisition (lead); Investigation (equal); Methodology (equal); Writing-original draft (lead); Formal analysis (lead).

Ronildo A Benício: Formal analysis (equal); Writing-review & editing (equal); Writing-original draft (equal).

José G Gonçalves-Sousa: Formal analysis (equal); Investigation (equal); Writing-review & editing (equal); Writing-original draft (equal).

Robson W Ávila: Conceptualization (equal); Investigation (equal); Methodology (equal); Writing-review & editing (lead); Resources (lead); Supervision (lead).

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that supports the findings of this study are available in the supplementary material of this article.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the managers and employees of the Aiuaba Ecological Station, Sete Cidades National Park, and Ubajara National Park conservation units for their logistical support. We thank the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio for the collect licenses (nº 68031-1 and 72762). We thank the UVA (CHUVA) and UFC (NUROF) herpetology laboratories members for supporting data collection. We thank Elvis Franklin for providing the images for the figures of appendix S1 (S1e, S1f, and S1g). AC Brasileiro counts on the support of Instituto Humanize with management by Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (FUNBIO). We thank two anonymous reviewers for their suggestions.

Abstract The characterization of different facets of diversity allows us to fully understand anthropogenic changes in biodiversity. Evaluating the same metric from the same perspective in different environments let to predictions on how generalizable the patterns can be. In this work we seek to understand if taxonomic and functional diversity of lizards responds to changes in native vegetation regeneration and agricultural land use in different vegetation

types (*Caatinga sensu stricto*, *Cerrado sensu stricto* and Relictual Humid Forest) in the Caatinga domain, Brazil. We found a reduction in evenness in at least in agricultural areas and in some cases also in earlier stages of regeneration of native vegetation (open secondary vegetation) across all vegetation types, reflecting a greater dominance of few species in more degraded environments. Moreover, we found a reduced functional evenness in *Caatinga sensu stricto*, suggesting that a smaller portion of traits present greater dominance in agricultural areas and open secondary vegetation. We also found an increase in richness in agricultural areas relative to preserved areas in Relictual Humid Forest, however with a marked change in species composition (loss of forest species and colonization by heliophile and generalist species), suggesting that species richness alone is not a good indicator of preserved areas in this environment. The abundance also increased in more degraded environments from all vegetation types, probably because the increased abundance of species benefited by anthropization. In this work, we advance the knowledge about the effect of changes in land use on lizard diversity and reinforce the importance of analyzing different facets of diversity and different environments to understand how anthropization affects patterns in community ecology.

Key words: Agricultural areas, anthropic impacts, conservation, biodiversity loss, Squamata.

INTRODUCTION

The conversion of pristine habitats into agricultural areas is one of the main ways of intensifying land use worldwide (Ellis *et al.* 2010). This often negatively impacts biodiversity (Moreira *et al.* 2020; Susi & Laine 2021) through changes in conditions, resources, and interactions between organisms (Valladares *et al.* 2015). After use and consecutive land abandonment it is expected that the regeneration of native vegetation will gradually recover the diversity and functioning of the environment, depending on factors such as previous land use and the type of native vegetation (Latawiec *et al.* 2016; Warring *et al.* 2016).

Characterizing different facets of biodiversity is an essential tool for analyzing diversity patterns in community ecology (Carvalho *et al.* 2021; Hacala *et al.* 2021).

Taxonomic diversity (TD) encompasses traditional metrics such as richness, abundance, and their interaction or distribution (e.g., evenness and diversity indexes). In general, environmental impacts impair diversity metrics (e.g., Brown 2001; Flynn *et al.* 2009; Fenoglio *et al.* 2020), but exceptions can occur, such as higher richness (Sheil & Burslen

2013) and evenness (Biswas & Mallik 2010) at intermediate disturbance levels, and increased abundance with disturbance (Flores *et al.* 2017). Metrics that consider species abundance, not just richness, tend to change shortly after environmental changes, since even the lowest levels of disturbance can change population aspects before leading to species loss (Chapin III *et al.* 2000). Traditional metrics, however, do not take into account the identity of organisms.

Knowing species composition helps us to reveal changes in diversity that other metrics, such as species richness, cannot reveal (Arnold *et al.* 2021). The species composition, associated with knowledge of their life history (such as microhabitat use, diet, and tolerance to environmental changes), allow better understanding the relationship between diversity and environmental aspects, such as responses to the type of vegetation or anthropogenic changes (e.g., Costa *et al.* 2019).

In contrast to traditional metrics of diversity, functional diversity (FD) considers species characteristics by describing the distribution of functional traits (Petchey & Gaston 2006; Mouchet *et al.* 2010). Functional diversity metrics can be negatively (e.g., in birds and mammals – Flynn *et al.* 2009; plants – Pakeman 2011; birds – Almeida *et al.* 2016; anurans – Riemann *et al.* 2017; lizards – Berriozabal-Islas *et al.* 2017) or positively (e.g., plants – Pakeman 2011 and lizards – Berriozabal-Islas *et al.* 2017) affected by environmental degradation. Response variation of functional traits can be influenced by aspects such as the investigated taxon (Scott *et al.* 2006; Matuoka *et al.* 2020), vegetation type (Biswas & Mallik 2010), type of metric used (Villéger *et al.* 2010), or biogeographic region (Benício *et al.* 2021). Due to their particularities (e.g., functional redundancy – Walker 1992), Taxonomic and functional diversity may not respond concomitantly to environmental changes (Song *et al.* 2014; Riemann *et al.* 2017), evidencing the relevance of assessing these different facets of diversity together.

Lizards (Squamata) are good models for testing the effect of anthropogenic disturbances, such as fragmentation (Walkup *et al.* 2017), reduction of habitat heterogeneity (Pianka 1967), and agricultural land use (Janiawati *et al.* 2016). However, studies considering joint TD and FD responses in this taxon are still scarce (e.g., Berriozabal-Islas *et al.* 2017). Likewise, little is known regarding possible functional and taxonomic diversity variations due to anthropogenic disturbance in the Caatinga domain for animals (except Arnan *et al.* 2018 – ants). Much of the environment has been altered by anthropogenic activities, with approximately 63% of the region formed by anthropogenic ecosystems (Silva & Barbosa 2017). The term “domain” for the Caatinga helps to encompass the various types of

vegetation found in its region, considered ecologically and evolutionarily heterogeneous (Queiroz *et al.* 2017). The predominant vegetation type in the region is a Seasonally Dry Tropical Forest (*Caatinga sensu stricto*). Other vegetation types encounter in the domain, but to a lesser extent including the Tropical Savanna (*Cerrado sensu stricto*) and Relictual Humid Forest (Moro *et al.* 2015). The search for patterns among different environments contributes to better predictions on how the biodiversity aspects can be affected by disturbances (e.g., Biswas & Mallik 2010).

We evaluate how changes in stage of native vegetation regeneration and agricultural land use affects lizard assemblages from different vegetation types of the Caatinga domain (*Caatinga sensu stricto*, *Cerrado sensu*, and Relictual Humid Forest). We used diversity metrics widely explored in diversity studies in different groups of organisms (e.g., fish – Villéger *et al.* 2010; plants – Sitters *et al.* 2016; lizards – Berriozabal-Islas *et al.* 2017; birds – Matuoka *et al.* 2020; amphibians – Moreira *et al.* 2020). To represent taxonomic diversity, we used species richness (number of species), evenness (species abundance distribution, Pielou 1966), and abundance (total number of individuals). To represent functional diversity, we used functional richness (FRic, volume in the trait space occupied by the species, Villéger *et al.* 2008), functional evenness (FEve, species abundance distribution in the functional space, Villéger *et al.* 2008), and functional divergence (FDiv, how much the taxa differ within each attribute category, Mason *et al.* 2005).

We predict that in earlier stages of regeneration of native vegetation (open secondary vegetation) and in agricultural areas there will be a reduction in species richness (more degraded environments can support a limited set of species, Scott *et al.* 2006, but see Biswas & Mallik 2009), abundance (more degraded environments may have fewer resources and thus harbor fewer organisms, Scott *et al.* 2006; Biaginni & Corti 2015), FRic (species in more degraded areas tend to present more similar traits, Mouillot *et al.* 2013), FEve (more similar traits in more degraded areas can lead to a greater clustering of species abundance in the functional space, Villeger *et al.* 2008, but see Berriozabal-Islas *et al.* 2017), FDiv (due to homogenization, more degraded environments may present a smaller proportion in the distribution of species abundance as more extreme functional attributes, Mouillot *et al.* 2013), and evenness (more degraded environments tend to be dominated by fewer species, Tu *et al.* 2020).

MATERIAL AND METHODS

Study area

Three protected areas and surrounding areas in Brazil were sampled: Aiuaba Ecological Station (AES) ($6^{\circ}41'03.4''$ S, $40^{\circ}12'52.3''$ W), Sete Cidades National Park (SCNP) ($4^{\circ}06'03.0''$ S, $41^{\circ}42'09.1''$ W), and Ubajara National Park (UNP) ($3^{\circ}50'31.2''$ S, $40^{\circ}54'00.5''$ W) (Fig. 1a). The AES is located in the state of Ceará, municipality of Aiuaba, with an average annual rainfall of 568.4 mm and an average altitude of 466 m (Ipece – Aiuaba 2017). The rainy season is from February to April, the climate is Tropical Hot Semi-arid, and the predominant vegetation is the shrub-tree Caatinga (Ipece – Aiuaba 2017). The SCNP is located in state of Piauí, in a marginal area of Cerrado *sensu stricto* in the transition with Caatinga *sensu stricto*, with an average annual rainfall of 1337 mm and an altitude between 100 and 280 m. The rainy season is from January to May, and the region's climate is classified as Dry Sub-humid. The predominant vegetation is open Cerrado (Santos 2018). The UNP is located northwest of the state of Ceará. In Relictual Humid Forest areas, the altitude is approximately 847.5 m, and the average annual rainfall is 1483.5 mm. The rainy season is from January to April, and the climate is Tropical, Sub-humid (Ipece – Ubajara 2017). In the Caatinga *sensu stricto* areas, the altitude is about 121 m, and the average annual rainfall is 1139.2 mm. The rainy season is concentrated from January to April, and the climate is Tropical Hot Semi-arid and Tropical Hot Semi-arid Mild (Ipece – Frecheirinha 2017).

Sample design, native vegetation regeneration and agricultural land use

Initially, we built maps for each protected area and respective surrounding areas. In each area we delimited four transects (minimum distance of 3 km from each other), except in UNP, where we delimited three transects in Relictual Humid Forest and three transects in Caatinga *sensu stricto*. For each transect, we delimited three circles, starting from the inside to the outside of the protected area, with a radius of 1 km each, to select the points of land use cover within each radius. The circles serve to delimit the presence of points in each transect (transects are marked with a rectangle in Figs. 1b, 1c, and 1d). Within the demarcated sampling radius, we used the statistical method of random stratification to select sampling points representing different stages of native vegetation regeneration (preserved vegetation, closed secondary vegetation, open secondary vegetation) and agricultural areas. For this purpose, a 500 m x 500 m grid on each circle, in which all patches of the same level of land use class were enumerated, taking into account the vegetation's density and color, considering areas with higher plant density in a more advanced stage of regeneration and with lower

density in earlier stages. The mapping was done through a supervised classification and then refined with the OpenLayers Plugin tool in QGis with Google satellite images. Supervised classification uses algorithms to classify the pixels of an image in order to represent the types of land use. After this process, the classes were confirmed with field visits and with the use of an unmanned aerial vehicle (UAV). We used the “random” function in Excel to randomly select the points for each land use class. We repeated this procedure for all land classes and recorded geographic coordinates of the selected points in GPS for field location.

We established seven sampling points in each transect: one in preserved vegetation inside the protected area and two in the other categories (closed secondary vegetation, open secondary vegetation and agricultural areas, Figs. 1b, 1c, and 1d). The points were ordered taking into account the regeneration stage of the native vegetation, ordered from the latest to the earliest: preserved vegetation, secondary closed vegetation, secondary open vegetation, and agricultural areas (Appendix S1). Each point had a minimum distance of 500 m from the other points in the same transect (Figs. 1b, 1c, and 1d). We sampled 28 points in the areas with four transects and 21 points in the areas with three transects, totaling 98 points. We used QGIS v 2.18.19 (QGIS Development Team 2019) for map production, land-use and native vegetation regeneration classification, and point demarcation.

In traditional subsistence agriculture in northeastern Brazil (slash-and-burn), soil preparation involves falling the vegetation, removing the fallen logs, burning the remaining vegetation (fallen branches, trunks, herbs), and then planting crops (Oliveira *et al.* 2020). Irrigation is used in some regions to keep crops growing throughout the year, such as in the Planalto da Ibiapaba, Ceará (Girão *et al.* 2001), where the areas of Relictual Humid Forest assessed in this area are located. The agricultural areas in Caatinga *sensu stricto* and Cerrado *sensu stricto* were abandoned in the dry period, but they were irrigated in the Relictual Humid Forest. Therefore, we visited abandoned agricultural areas in the Caatinga *sensu stricto* and Cerrado *sensu stricto* but cultivated areas in the Relictual Humid Forest during the dry season. All agricultural areas were cultivated in the rainy season (Appendix S1). The crops in the Caatinga *sensu stricto* and the Cerrado *sensu stricto* were predominantly maize, maize with beans, maize with cassava, in the Relictual Humid Forest, maize with beans in addition to cultivars (avocado, passion fruit, banana, tomato).

Sampling of lizards

We sampled the species during the daytime (between 8 and 17 h). Nocturnal animals

were sighted in rest areas (e.g., under tree barks). At each point we moved away from the vegetation edges for at least 50 m, entering the forest, except in agricultural areas, which were sometimes small fragments; thus, we also sampled the vegetation edges in the latter. We sampled lizards for 60 min at each point of closed secondary vegetation, open secondary vegetation and agricultural areas, and 120 min in areas with preserved vegetation, as these had a lower number of points (Figs. 1b, 1c, and 1d). This adjustment was necessary to standardize the sampling effort among all levels of disturbance. We used visual encounter surveys (VES) as the sampling method (Scott *et al.* 1994). We explored most microhabitats used by lizards, such as rocks, tree trunks, fallen logs, on the ground, under tree bark, and in leaf litter (e.g., Werneck *et al.* 2009). To help explore the litter, we used rakes.

We performed three expeditions in each protected area and surroundings between 2018 and 2020, two in the rainy season and one in the dry season, to cover different conditions encountered throughout the year. We sampled the AES (Caatinga *sensu stricto*) in April 2018, and March and September 2019; the UNP (Caatinga *sensu stricto*) in April and September 2019, and February 2020; the UNP (Relictual Humid Forest) in April and September 2019, and February 2020; and the SCNP (Cerrado *sensu stricto*) in May and November 2019, and February 2020. A previous study found little divergence in the richness and abundance of Caatinga lizards between the dry and rainy seasons (Passos *et al.* 2016). The total sampling effort, taking into account the hours in the field and the number of collectors, was 290 h and 20 min at AES and surrounding areas (Caatinga *sensu stricto*); 331 h and 10 min at SCNP (Cerrado *sensu stricto*) and surrounding areas; 238 h and 26 min at UNP (Caatinga *sensu stricto*) and surrounding areas; and 250 h and 43 min at UNP (Relictual Humid Forest) divided between the four land-use classes, totaling 859 h and 56 min.

Taxonomic and functional diversity

To identify the lizard species, we carried out specific diagnoses, considering the geographic distribution of the species and using specific literature for identifications (e.g., Vanzolini *et al.* 1980; Rodrigues *et al.* 2005; Passos *et al.* 2011; Recorder *et al.* 2014; Ribeiro-Júnior 2015; Ribeiro-Júnior & Amaral 2016; Roberto & Loebmann 2016; Castro *et al.* 2019; Arias *et al.* 2018; Costa *et al.* 2018). To estimate functional diversity (Petchey 2003; Riemann *et al.* 2017), we considered traits related to niche (spatial, temporal and trophic) complementarity in resource partition, as well as characteristics that influence growth and reproduction (Rosenfeld 2002). We recorded the following traits: foraging type (active

forager, sit-and-wait, and intermediate forager), diet (insects/arthropods, herbivorous, omnivorous), habit (terrestrial, arboreal, arboreal-terrestrial, fossorial/semi-fossorial, saxicolous, generalist), activity period (diurnal, nocturnal), average SVL (males), and the average number of eggs per litter (Appendix S2). These traits were used in previous studies with lizards (e.g., Vidan *et al.* 2019) and proved adequate for identifying functional diversity variations with changes in land use (Berriozabal-Islas *et al.* 2017). We obtained the information for each species by consulting the literature (Appendix S2). When unavailable, we used data collected in the field. Some animals were collected to measure functional traits (collecting permit n° 68031-1 and 72762, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio). After capture we recorded the snout-vent length (SVL) with a caliper (precision 0.1 mm). The collected specimens were euthanized with a lethal injection of 2% lidocaine chloride, fixed in 3.7% formaldehyde, and preserved in 70% alcohol. We deposited the specimens at the Regional Center of Ophiology at the Federal University of Ceará (NUROF).

Statistical analyses

We pooled the data of each class in each transect (i.e., for agricultural areas, we pooled two points of this class in each transect; we did the same for open secondary vegetation and closed secondary vegetation, except for preserved areas, which had only one point per transect) totaling 16 sampling units in areas with four transects (AES and SCNP) and 12 sampling units in areas with three transects (UNP). This aggregation was necessary to equalize the sampling effort between land-use classes, due to the differences in the number of points in each preserved area (Figs. 1b, 1c, and 1d). Furthermore, we built sample-based rarefaction curves using the same sampling units described above to evaluate the sampling efficiency. We estimated the expected richness using richness estimators (Chao 2 and Jackknife 1) to assess the sample sufficiency in each disturbance level. In this case, we used each field visit as a sampling unit at each point.

To test our prediction, we built mixed models using the stage of native vegetation regeneration and agricultural land use as explanatory variable), and the diversity metrics (richness, evenness, abundance, FRic, FEve, and FDiv) as response variables. We assumed Gaussian errors for the continuous metrics (evenness, FRic, FEve, and FDiv) and quasi-Poisson errors for the count metrics (richness and abundance). The latter is derived from the Poisson distribution, which is commonly used when the data show overdispersion, to more

adequately adjust the statistical model (Gabriella *et al.* 2019). We used linear mixed models (LMM - “nlme” package, Pinheiro & Bates 2022) for continuous variables (evenness, FRic, FEve, and FDiv) and negative binomial mixed models (NBMM - “MASS” package, Venables & Ripley 2002) for the count variables (richness and abundance), with the transects as a random effect. We used preserved areas as a reference category against the other categories (closed secondary vegetation, open secondary vegetation, and agricultural areas). We performed an analysis for each vegetation type and each response variable.

To assess whether the response variables are correlated or not, and thus whether they can be assessed individually, we calculated Pearson correlations coefficients for data with normal distribution and Spearman correlations coefficients for non-normally distributed data. Conventionally, correlations of 0.1 to 0.3 are considered weak, 0.4 to 0.6 moderate, and 0.7 to 1.0 strong (Dancey & Reidy 2006). We calculated FRic, FEve and FDiv (“FD” package - Laliberté *et al.* 2014) in R v.4.1.0 (R Core Team, 2021). We calculated richness estimates in EstimateS 9.1.1 (Colwell 2013), and calculated evenness in Past 3.04 (Hammer 2001). All R scripts used in the analyses are in the supplementary material (Appendix S3).

RESULTS

In total, we recorded 23 lizard species distributed in eleven families: Gekkonidae (4 spp.), Phyllodactylidae (2 spp.), Sphaerodactylidae (1 spp.), Mabuyidae (3 spp.), Dactyloidae (1 spp.), Iguanidae (1 spp.), Leiosauridae (1 spp.), Polychrotidae (1 spp.), Tropiduridae (3 spp.), Gymnophthalmidae (3 spp.) and Teiidae (3 spp.) (Appendix S4). The rarefaction curves tended to stabilize, indicating that the sampling was adequate to cover a considerable number of species (Appendix S5).

In Caatinga *sensu stricto*, we registered 17 lizard species (14 in AES and 13 in UNP). Among these, *Tropidurus jaguaribanus* Passos, Lima & Borges-Nojosa, 2011 and *Vanzosaura multiscutata* (Amaral, 1933) are endemic to the Caatinga (Mesquita *et al.* 2017). *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) was the most abundant species in preserved areas (relative abundance - 44.7%), whereas in agricultural areas *Ameivula pyrrhogularis* (Silva & Avila-Pires, 2013) was the most abundant (relative abundance - 45.54%). FRic increased only in closed secondary vegetation. The other classes not increase or decrease significantly in relation to the preserved areas (Fig. 2b, Table 1). Diminished evenness was recorded mainly in open secondary vegetation and agricultural areas (Fig. 2c, Table 1). We also recorded changes in functional evenness (preserved areas had higher values than closed secondary vegetation, open secondary

vegetation, and agricultural areas, which presented more similar values to each other, Fig. 2d, Table 1), and increased abundance (preserved areas had lower values than the others, which presented more similar values to each other, Fig. 2e, Table 1). The other indices did not vary with changes in stage of vegetation regeneration and agricultural land use (Figs. 2a and 2f).

In Cerrado *sensu stricto* we registered 14 species, with no endemisms. *Ameivula pyrrhogularis* was the most abundant species in preserved and agricultural areas (relative abundance - 37.12% and 45.14%, respectively). Evenness tended to reduce in open secondary vegetation and agricultural areas (preserved areas presenting higher values than open secondary vegetation and agricultural areas, Fig. 3c, Table 1), and abundance tended to increase (preserved areas having lower values than closed secondary vegetation, open secondary vegetation, and agricultural areas, which presented more similar values to each other, Fig. 3e, Table 1). The other indices did not vary significantly with changes in stage of vegetation regeneration and agricultural land use (Figs. 3a, 3b, 3d and 3f).

In Relictual Humid Forest we recorded 12 species. We recorded typical species from the Relictual Humid Forest of northeastern Brazil, such as *Enyalius bibronii* Boulenger, 1885, and forest species as *Norops fuscoauratus* (D'Orbigny, 1837 in Duméril & Bibron, 1837). The most abundant species in preserved areas was *Coleodactylus meridionalis* (Boulenger, 1888) (relative abundance - 41.17%). In agricultural areas, it was *A. pyrrhogularis* (relative abundance - 41.35%) (Appendix S4). We recorded a reduction in evenness (agricultural areas presenting lower values than preserved areas, Fig. 4c, Table 1) and an increase in richness in agricultural areas and abundance in earlier stages of regeneration of native vegetation (open secondary vegetation) (Figs. 4a and 4e, Table 1). The other indices did not vary significantly with changes in stage of vegetation regeneration and agricultural areas (Figs. 4b, 4d, and 4f). The increase in richness was accompanied by a change in species composition. The most anthropized areas were inhabited by generalist species typical of open environments, such as *T. hispidus*, *A. pyrrhogularis* and *Ameiva ameiva*, while preserved areas harbored forest species such as *E. bibronii* and *C. meridionalis* (Appendix S4). In areas of closed secondary vegetation, we found the presence of both forest species and species present in open areas, the latter, however, associated with trails and clearings.

The richness recorded at each category of vegetation regeneration and agricultural land use was generally close to the estimated richness (Appendix S4). Correlations between response variables were generally weak (correlation coefficient between 0.1 and 0.3). In only one case was it moderate (correlation coefficient between 0.4 and 0.6 – between evenness and

abundance) and in no case was it strong (correlation coefficient between 0.7 and 1) (Appendix S6).

DISCUSSION

Effects of anthropogenic disturbance on taxonomic diversity

In general, species richness did not change between preserved areas and other stages of native vegetation regeneration or agricultural land use (*Caatinga sensu stricto* and *Cerrado sensu stricto*). In Relictual Humid Forest, contrary to expectations, showed greater richness in agricultural areas, compared to preserved areas (Fig. 4a, Table 1). Although our estimators suggest a richness very close to those found in this study for preserved areas (we found four species, Chao 2 estimated 4 ± 0.22 and Jackknife 1, 4.88 ± 0.88 species), some species identified in previous studies in this same protected area (e.g., *Stenolepis ridleyi*, *Colobosauroides cearensis* and *Colobosaura modesta*, Castro et al. 2019), were not recorded, possibly because they are scarce (Loebmann & Haddad 2010). Even with the inclusion of some species in preserved areas, however, the estimate for the agricultural areas proposes a value slightly higher than what we recorded (we found nine species, Chao 2 estimated 10.4 ± 2.43 and Jackknife 11.8 ± 1.51 species), suggesting that the increase in the number of species in agricultural areas would be preserved, even with a greater sampling effort or if more species were recorded in preserved areas. The increase in richness between preserved and agricultural areas reflects the loss of forest species and colonization by generalist, tolerant, and widely distributed species (for example, *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758), Vitt & Colli 1994; Benício et al. 2019) (Appendix S4). Species found in pristine areas of Relictual Humid Forest, which have lower temperatures and radiation levels, such as *N. fuscoauratus*, *Copeoglossum nigropunctatum* (Spix, 1825) and *C. meridionalis* were absent in more disturbed areas (Vitt et al 2003). In more disturbed areas, species associated with forest environments how *C. nigropunctatum* (Spix, 1825) (in Amazonian populations *C. nigropunctatum* is associated with open areas, but outside of this the species is typically forested (Ribeiro-Júnior & Amaral 2016)) and *C. meridionalis* were absent. In this case, species richness is not adequate to define the preservation of natural areas (Ouchi-Melo et al. 2018).

Species richness was invariant in other vegetation types. *Caatinga sensu stricto* and *Cerrado sensu stricto* have more frequent natural impacts compared to Relictual Humid Forest due to irregular' rainfall in the Caatinga (Prado 2003) and fire regimes in Cerrado. Thus,

species in these regions may be more tolerant to vegetation changes, conserving species richness even with increasing disturbance. Despite the unchanged richness, in Caatinga *sensu stricto* not all species found in other stages of regeneration were present in agricultural areas, such as *Lygodactylus klugei* (Smith, Martin & Swain, 1977) and *Hemidactylus brasiliensis* (Amaral, 1935), both arboreal species (Andrade *et al.* 2013; Menezes *et al.* 2013). Thus, some species may be more sensitive to intense environmental changes due, for example, to restrictions on microhabitat use. Reptile richness response may or may not decrease with land use changes, and this is still controversial (Cordier *et al.* 2020). Thus, species richness alone should be interpreted with caution when used as a metric to assess the effects of environmental impacts, as it does not consider many organisms' characteristics (e.g., functional traits) that describe their relationship with the environment (Ouchi-Melo *et al.* 2018). In Brazil, the Caatinga *sensu stricto* and Cerrado *sensu stricto* comprise extensive and heterogeneous environments (Silva *et al.* 2006; Fernandes & Queiroz 2018); thus, more areas should be investigated to assess the generality of our results.

Contrary to expectations, we recorded an increase in lizard general abundance at the earliest levels of vegetation regeneration and agricultural areas across all vegetation types (although this increase was not gradual) (Figs. 2e, 3e, and 4e, Table 1). The increase in reproductive success of some species tolerant to disturbance (e.g., *A. pyrrhogularis*) may reflect the increase in general species abundance (e.g., Flores *et al.* 2017). Disturbed areas tend to present species that are generalist or more tolerant to new environmental conditions (Sutton *et al.* 2014) and a reduced abundance of specialist or rare species (e.g., lizards - Nogueira *et al.* 2009; bees - Flores *et al.* 2017). Thus, despite a general increase in abundance, some species showed a reduction in the number of encounters (Appendix S4). *Coleodactylus meridionalis*, for example, was not sampled in agricultural areas. This species uses litter as the main microhabitat to develop its vital activities (Rodrigues 2003). The resource loss associated with changes in conditions should influence this species' survival (Sinervo *et al.* 2010; Sutton *et al.* 2014). The increase in general abundance of lizards in more anthropized areas has also been identified in other lizard studies (e.g., Berriozabal-Islas *et al.* 2017).

Corroborating our prediction, evenness was reduced at the earliest stages of vegetation regeneration and agricultural areas in all vegetation types (Figs. 2c, 3c, and 4c, Table 1). While areas with a in which the vegetation is more conserved (preserved and closed secondary vegetation) presented great evenness, there was an increase in proportion of species well-adapted to anthropization in more degraded areas. *Ameivula pyrrhogularis*, for example,

varied its occurrence from 14.4% in areas with no anthropic disturbance to 44% in highly agricultural areas (Appendix S4). Some congeners, such as *Ameivula ocellifera* (Spix, 1825) are generalist heliophile and can forage in open areas even in the hottest hours of the day (Mesquita & Colli 2003). The pattern of lower evenness with higher disturbance was recorded for other animals in other environments, such as ants (Graham *et al.* 2009), birds (Tu *et al.* 2020) and fishes (Villéger *et al.* 2010). Evenness can vary early in face of disturbances compared to species richness because changes in the distribution of abundance happen before local extinctions (Hillebre *et al.* 2008). Ecosystem functioning in communities where few species dominate (low evenness) may present lowered resistant to environmental fluctuations (Wittebolle *et al.* 2009).

Effects of anthropogenic disturbance on functional diversity

Corroborating our prediction, FEve is reduced even at a low level of disturbance in Caatinga *sensu stricto* (Fig. 2d, Table 1). Reduction in FEve reflects that species are more irregularly distributed in terms of abundance in relation to their functional characteristics (Villéger *et al.* 2008). This pattern can be a possible consequence of simplifying environmental heterogeneity (Sitters *et al.* 2016). The reduction in FEve is also associated to the reduction of stability and an increase in the invasion opportunity (Mason *et al.* 2005; Ding *et al.* 2013). We recorded the invasion of an exotic species, *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818), only in agricultural areas. This species benefits from anthropization, and is predominantly associated with perianthropic habitats in Brazil (Rodrigues 2003). However, even though there were no reduction of FEve at agricultural areas in Cerrado *sensu stricto* and Relictual Humid Forest, there was also an invasion by *H. mabouia* in agricultural areas. The reduction in FEve with increasing disturbance is an expected pattern (Mouillot *et al.* 2013), but not general (e.g., Pakeman 2011; Berriozabal-Islas *et al.* 2017).

Functional richness showed an increase between preserved areas and closed secondary vegetation in Caatinga *sensu stricto* (Fig. 2b, Table 1). For changes in FRic to occur, species extinction or colonization of species with functionally distinct traits is necessary (Mouillot *et al.* 2013). The increase in richness at closed secondary vegetation levels, even if not significant, may involve the appearance of species with distinct functional characteristics into the functional space (Appendix S4). In Relictual Humid Forest, the significant increase in species richness with disturbance did not correspond with a consecutive increase in FRic. Functional homogenization is expected with the increase of disturbance intensity (Devictor *et*

al. 2008), so species present in high disturbance areas may present more redundant features, not allowing an increase in FRic.

We did not record any variation for FDiv in any studied areas (Figs. 2f, 3f, and 4f, Table 1). FDiv reflects how abundance is associated with more extreme functional traits (Villéger *et al.* 2008). This metric is associated with resource competition and niche differentiation (Mason 2005), so more diverse and less redundant environments must have higher FDiv values. When analyzing these results we must remember, however, that functional diversity may vary across taxa (Flynn *et al.* 2009; Arnold *et al.* 2021), physiognomies (Biswas & Mallik 2010), functional traits, and selected indexes (Petchey & Gaston 2006).

CONCLUSION

This study found that lizard diversity can be mediated by changes in stage of native vegetation regeneration and agricultural land use in different types of vegetation in the Caatinga domain. In Relictual Humid Forest, richness changed with increased disturbance, causing the loss of endemic and sensitive species and an increase of heliophilous and widely distributed species. In this case greater species richness in agricultural areas was not indicative of well-preserved areas. Although species richness in drier areas (Caatinga *sensu stricto* and Cerrado *sensu stricto*) have not varied, anthropogenic changes can act as an environmental filter and select species more adapted to the new environment (Smart *et al.* 2006). This is evidenced by the presence of *A. pyrrhogularis*, a heliophile species that survives well in environments with high radiation, and the occurrence of the invasive species *H. mabouia*. The reduction in evenness indicate that fewer species can dominate more disturbed area and in FEve that there is a higher frequency of certain functional characteristics. Different environments presented a similar response to environmental changes for the abundance (increase) and evenness (reduction). The low or moderate correlation between the response variables, the relevance of metrics covering abundance, and the importance of investigating TD and FD together, demonstrate the importance of using joint metrics to infer the effect of environmental disturbances. Finally, it should be noted that the agricultural areas investigated here are small-scale production areas, so it is vital to assess the effect of land use to agriculture in large-scale agricultural areas, as the response of the diversity of lizards can vary depending on the size of the degraded area (Biaggini & Corti 2015; Biaggini & Corti 2021). In this work, we demonstrate the effect of anthropogenic land-use pressures on lizard assemblages and the importance of the joint analysis of multiple

diversity metrics to assess the effects of anthropogenic pressures on land use.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that supports the findings of this study are available in the supplementary material of this article.

REFERENCES

- Andrade M. J. M., Sales R. F. D. & Freire E. M. X. (2013) Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotrop.* **13**, 199–209.
- Arias F. J., Recoder R., Álvarez B. B. *et al.* (2018) Diversity of teiid lizards from Gran Chaco and Western Cerrado (Squamata: Teiidae). *Zool. Scr.* **47**, 144–158.
- Arnan X., Arcoverde G. B., Pie M. R. *et al.* (2018) Increased anthropogenic disturbance e aridity reduce phylogenetic e functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Sci. Total Environ.* **631–632**, 429–438.
- Arnold H., Deacon A. E., Hulme M. F. *et al.* (2021) Contrasting trends in biodiversity of birds and trees during succession following cacao agroforest abandonment. *J. Appl. Ecol.* **58**, 1248–1260.
- Benício R. A., Ortega Z., Mencia A. & Passos D. C. (2019) Microhabitat selection of *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758), in the Brazilian Pantanal. *Herpetozoa* **31**, 211–218.
- Benício R. A., Provete D. B., Lyra M. L. *et al.* (2021) Differential speciation rates, colonization time and niche conservatism affect community assembly across adjacent biogeographical regions. *J. Biogeogr.* **48**, 2211–2225.
- Berriozabal-Islas C., Badillo-Saldaña L. M., Ramírez-Bautista A. & Moreno C. E. (2017) Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the pacific coast of Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* **10**, 1–11.
- Biaggini M. & Corti C. (2015) Reptile assemblages across agricultural landscapes: where does bio-diversity hide? *Anim. Biodivers. Conserv.* **38**, 163–174.
- Biaggini M. & Corti C. (2021) Occurrence of lizards in agricultural land and implications for conservation. *Herpetol. J.* **31**, 77–84.
- Biswas S. R. & Mallik A. U. (2010) Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* **91**, 28–35.
- Brown G. W. (2001) The influence of habitat disturbance on reptiles in a Box-Ironbark eucalypt forest of south-eastern Australia. *Biodivers. Conserv.* **10**, 161–176.

- Carvalho W. D., Mustin K., Farneda F. Z. *et al.* (2021) Taxonomic, functional and phylogenetic bat diversity decrease from more to less complex natural habitats in the Amazon. *Oecologia* **197**, 223–239.
- Castro D. P., Mângia S., Magalhães F. D. M. *et al.* (2019) Herpetofauna of protected areas in the Caatinga VI: The Ubajara National Park, Ceará, Brazil. *Herpetol Notes* **12**, 727–742.
- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T. *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234–242.
- Colwell R. K. (2013) *EstimateS: Statistical estimation of species richness e shared species from samples*. Version 9 e earlier. User's Guide e application.
- Cordier J. M., Aguilar R., Lescano J. N. *et al.* (2020) A global assessment of amphibian and reptile responses to land-use changes. *Biol. Conserv.* **142**, 2401–2414.
- Costa B. M., Pantoja D. L., Sousa H. C. *et al.* (2019) Long-term, fire-induced changes in habitat structure and microclimate affect Cerrado lizard communities. *Biodivers. Conserv.* doi:10.1007/s10531-019-01892-8.
- Costa T. B., Laranjeiras D. O., Caldas F. L. S. *et al.* (2018) Herpetofauna of protected areas in the Caatinga VII: Aiuaba Ecological Station (Ceará, Brazil). *Herpetol. Notes* **11**, 929–941.
- Dancey C. & Reidy J. (2006) *Estatística sem matemática para psicologia: usando SPSS para Windows*. Artmed, Porto Alegre.
- Devictor V., Julliard R., Clavel J. *et al.* (2008) Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecol. Biogeogr.* **17**, 252–61.
- Ding Z., Feeley K. J., Wang Y. *et al.* (2013) Patterns of bird functional diversity on land-bridge isle fragments. *J. Anim. Ecol.* **82**, 781–790.
- Ellis E. C., Klein G. K., Siebert S. *et al.* (2010) Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **19**, 589–606.
- Fernandes M. F. & Queiroz L. P. (2018) Vegetação e flora da Caatinga. *Ciência e cultura* **70**, 51–56.
- Fenoglio M. S., Rossetti M. R. & Videla M. (2020) Negative effects of urbanization on terrestrial arthropod communities: A meta-analysis. *Global Ecol. Biogeogr.* **00**, 1–18.
- Flores L. M. A., Zanette L. R. S. & Araujo F. S. (2018) Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees e wasps in a semiarid neotropical conservation area. *Biodivers. Conserv.* **27**, 311–328.

- Flynn F. D. B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T. *et al.* (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* **12**, 22–33.
- Gabriella A., Abdulla S. & Soemartojo S. M. (2019) Comparison of Poisson and Quasi-Poisson Regression: A Simulation study. *J. Consum. Sci* 1–8.
- Girão A. R., Dutra I. & Souza F. (2001) Área irrigada e métodos de irrigação no Estado do Ceará segundo o Censo Agropecuário 1995–1996. *Rev. Bras. Eng. Agríc. Ambient.* **5**, 161–165.
- Graham J. H., Krzysik A. J., Kovacic D. A. *et al.* (2009) Species richness, evenness, and abundance of ants in disturbed landscapes. *Ecol. Indic.* **9**, 866–877.
- Hacala A., Lafage D., Prinzing A. *et al.* (2021) Drivers of taxonomic, functional and phylogenetic diversities in dominant ground-dwelling arthropods of coastal heathlands. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05032-4>
- Hammer Ø., Harper D. A. T. & Ryan P. D. (2001) Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* **4**, 1–9.
- Hillebre H., Bennet D. & Cadotte W. W. (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* **89**, 165–173.
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. *Perfil básico Municipal – Aiuaba 2017*. Available from http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Aiuaba.pFD Accessed 22 October 2019].
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. *Perfil básico Municipal – Frecheirinha 2017*. Available from http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Frecheirinha.pFD Accessed 22 October 2019].
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. *Perfil básico Municipal – Ubajara 2017*. Available from http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Ubajara.pFD Accessed 22 October 2019].
- Janiawati I. A. A., Kusrini M. D. & Mardiastuti A. (2015) Structure and composition of amphibian communities in human modified landscape at Gianyar regency, Bali. *J. Indones. Hist.* **3**, 27–35.
- Laliberté E., Legendre P. & Shipley B. (2014) *FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*. R package version 1.0–12.

- Latawiec A. E., Mills M., Nave A. G. *et al.* (2016) Natural regeneration and biodiversity: a global meta-analysis and implications for spatial planning. *Biotropica* **48**, 844–855.
- Mason N. W. H., Mouillot D., Lee W. G. & Wilson J. B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary of functional components diversity. *Oikos* **111**, 112–118.
- Matuoka M. A., Benchimol M., Almeida-Rocha J. M. de & Morante-Filho J. C. (2020) Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. *Ecol. Indic.* **116**, 106471.
- Menezes V. G., Santos N. M., Bezerra R. S., Gogliath M. & Ribeiro L. B. (2013) *Hemidactylus brasiliensis* (Amaral's Brazilian Gecko). Diet. *Herpetological Review* **44**, 143–144.
- Mesquita D. O. & Colli G. R. (2003) The Ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *J. Herpetol.* **37**, 498–509.
- Mesquita D. O., Costa G. C., Garda A. A. & Delfim F. R. (2017) Species Composition, Biogeography, and Conservation of the Caatinga Lizards. In: *The largest tropical dry forest region in South America*. (orgs. J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli) pp 133–149. Springer Publishing Internacional, Cham, Switzerland.
- Moreira L. F. B., de Castilhos H. Z. & Castroviejo-Fisher S. (2020) Something is not quite right: Effects of two le uses on anuran diversity in subtropical grasses. *Biotropica* 1–12.
- Moro M. F., Macedo M. B., Moura-Fé M. M. *et al.* (2015) Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia* **66**, 717–743.
- Mouchet M. A., Villéger S., Mason N. W. H. & Mouillot D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* **24**, 867–876. [2435.2010.01695.x](#)
- Mouillot D., Graham N. A. J., Villéger S. *et al.* (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* **28**, 167–177.
- Nogueira C., Colli G. R. & Martins M. (2009) Local richness and distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. *Austral Ecol.* **34**, 83–96.
- Oliveira L. S., Sousa A. M., Pinheiro J. I., Nogueira D. B. & Silva M. G. (2020) Diagnóstico de uso e conservação do solo por agricultores no Nordeste brasileiro. *Encyclopédia Biosfera, Centro Científico Conhecer* **17**, 287–295.

- Ouchi-Melo L. S., Meynard C., Gonçalves-Souza T. & Rossa-Feres D. C. (2018) Integrating phylogenetic and functional biodiversity facets to guide conservation: a case study using anurans in a global biodiversity hotspot. *Biodivers. Conserv.* **27**, 3247–3266.
- Pakeman R. J. (2011) Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *J. Ecol.* **99**, 1143–1151.
- Passos D. C., Lima D. C. & Borges-Nojosa D. M. (2011) A new species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) of the *semitaeniatus* group from a semiarid area in Northeastern Brazil. *Zootaxa* **2930**, 60–68.
- Passos D. C., Mesquita P. C. M. D. & Borges-Nojosa D. M. (2016) Diversity and seasonal dynamic of a lizard assemblage in a Neotropical semiarid habitat. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **51**, 19–28.
- Petchey O. L. (2003) Integrating methods that investigate how complementary influences ecosystem functioning. *Oikos* **101**, 323–330.
- Petchey O. L. & Gaston K. J. (2006) Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* **9**, 741–758.
- Pianka E. R. (1967) On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* **48**, 333–351.
- Pielou E. C. (1966) The Measurement of Diversity in Different Types of Biological Collections. *J. Theor. Biol.* **13**, 131144.
- Prado D. (2003) As caatingas da América do Sul. In: *Ecologia e conservação da Caatinga*. (eds. I. R. Leal; M. Tabarelli & J. M. C. Silva) pp 3–73. Editora Universitária da UFPE, Recife.
- QGIS Development Team (2019) *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Queiroz L. P., Cardoso D., Fernandes M. F. & Moro M. F. (2017) Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: *The largest tropical dry forest region in South America*. (orgs. J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli) pp 23–63. Springer Publishing Internacional, Cham, Switzerland.
- R Core Team (2021) *R: A language and environment for statistical computing* R Foundation for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria, Vienna.
- Recoder R. S., De Pinho Werneck F., Teixeira M., Colli G. R. et al. (2014) Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata,

- Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zool. J. Linn. Soc.* **171**, 206–225.
- Ribeiro-Júnior M. A. (2015) Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. I. Dactyloidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Leiosauridae, Polychrotidae, Tropiduridae. *Zootaxa* **3983**, 1–110.
- Ribeiro-Júnior M. A. & Amaral S. (2016) Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. III. Anguidae, Scincidae, Teiidae. *Zootaxa* **4205**, 401–430.
- Riemann J. C., Ndriantsoa S. H., Rödel M. O. & Glos J. (2017) Functional diversity in a fragmented landscape — Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. *Glob. Ecol. Conserv.* **10**, 173–183.
- Roberto I. J. & Loebmann D. (2016) Composition, distribution patterns, and conservation priority areas for the herpetofauna of the state of Ceará, northeastern Brazil. *Salamandra* **52**, 134–152.
- Rodrigues M. T. (2003) Herpetofauna da Caatinga. In: *Ecologia e conservação da Caatinga*. (eds. I. R. Leal; M. Tabarelli & J. M. C. Silva) pp 181–236. Editora Universitária da UFPE, Recife.
- Rodrigues M. T., Freitas M. A., Silva T.F.S., Bertolloto C. (2006) A new species of lizard genus *Enyalius* (Squamata: Leiosauridae) from the highlands of Chapada Diamantina, state of Bahia, Brazil, with a key to species. *Phyllomedusa* **5**, 11–24.
- Rosenfeld J. S. (2002) Functional redundancy in ecology e conservation. *Oikos* **98**, 156–162.
- Santos F. A. (2018) Análise Integrada da Paisagem em Trabalho de Campo no Parque Nacional de Sete Cidades (PI). *Geografia (Londrina)* **27**, 103–119.
- Scott D. M., Brown D., Mahood S. *et al.* (2006) The impacts of forest clearance on lizard, small mammal and bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. *Biol. Conserv.* **127**, 72–87.
- Scott N. J., Crump M. L., Zimmerman B. L. *et al.* (1994) Standard techniques for inventory and monitoring. In: Measuring and monitoring biological diversity. (ed. W. R. Heyer) pp 74–141. Standard methods for amphibians, Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Sheil D. & Burslem F. D. R. P. (2013) Defining e defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: A response to Fox. *Trends. Ecol. Evol.* **28**, 571–572.

- Silva E. A., Melo Junior M. & Santos E. M. (2015) Ocupação, comportamento e hábito alimentar de *Coleodactylus meridionalis* (Boulenger, 1888) (Squamata: Sphaerodactylidae) em uma Floresta Serrana, sertão do Pajeú, PE. *Revista Ouricuri* **5**, 39–52.
- Silva J. F., Farinas M. R., Felfili J. M. & Klink C. A. (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. *J. Biogeogr.* **33**, 536–548.
- Silva J. M. C. & Barbosa L. C. F. (2017) Impact of Human Activities on the Caatinga. In: *The largest tropical dry forest region in South America*. (orgs. J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli) pp 359–368. Springer Publishing Internacional, Cham, Switzerland.
- Sinervo B., Méndez-de-la-Cruz F., Miles D. B. *et al.* (2010) Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* **328**, 894–899.
- Sitters H., Di Stefano J., Christie F. J., *et al.* (2015) Bird functional diversity decreases with time since disturbance: does patchy prescribed fire enhance ecosystem function? *Ecol. Appl.* **26**, 150511124049005.
- Song Y. A. C., Wang P., Li G. A. C. & Zhou D. (2014) Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecol. Sin.* **34**, 85–91.
- Susi H. & Laine A. L. (2021) Agricultural land use disrupts biodiversity mediation of virus infections in wild plant populations. *New. Phytol.* **230**, 2447–2458.
- Sutton W. B., Wang Y., Schweitzer C. J. & Steen D. A. (2014) Lizard microhabitat and microclimate relationships in southeastern pine-hardwood forests managed with prescribed burning and thinning. *For. Sci.* **60**, 180–190.
- Tu H. M., Fan M. W. & Ko J. C. J. (2020) Different Habitat Types Affect Bird Richness and Evenness. *Sci. Rep.* **10**, 1–10.
- Valladares F., Bastias C. C., Godoy O. *et al.* (2015) Species coexistence in a changing world. *Front. Plant. Sci.* **6**, 1–16.
- Vanzolini P. E., Ramos-Costa A. M. M. & Vitt L. J. (1980) *Répteis das Caatingas*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Venables W. N. & Ripley B. D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York.
- Vidan E., Novosolov M., Bauer A. M. *et al.* (2019) The global biogeography of lizard functional groups. *J. Biogeogr.* doi:10.1111/jbi.13667

- Villéger S., Mason N. W. H. & Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**, 2290–2301.
- Villéger S., Mirea J. R., Hernández F. D. & Mouillot D. (2010) Contrasting changes in taxonomie vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* **20**, 1512–1522.
- Vitt L. J., Avila-Pires T. C. S., Zani P. A. *et al.* (2003) Life above ground: Ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Can. J. Zool.* **81**, 142–156.
- Vitt L. J. & Carvalho C. M. (1995) Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of Northern Brazil. *Copeia* 305–329.
- Vitt L. J. & Colli, G. R. (1994) Geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Can. J. Zoo.* **72**, 1986–2008.
- Walker B. H. (1992) Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conserv. Biol.* **6**, 18–23.
- Walkup D. K., Leavitt D. J. & Fitzgerald L. A. (2017) Effects of habitat fragmentation on population structure of dune-dwelling lizards. *Ecosphere* **8**.
- Warring B., Cardoso F. C. G., Marques M. C. M. & Varassin I. G. (2016) Functional diversity of reproductive traits increases across succession in the Atlantic forest. *Rodriguésia* **67**, 321–333.
- Werneck F. P., Colli G. R. & Vitt L. J. (2009) Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology* **34**, 97–115.
- Wittebolle L., Marzorati M., Clement L. *et al.* (2009) Initial community evenness favours functionality under selective stress. *Nature* **458**, 623–626.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information can be found online in the supporting information tab for this article.

Appendix S1. Photography of disturbance level by study area during the rainy season.

Appendix S2. Matrix of functional traits for all species observed.

Appendix S3. Codes performed in R and used in the analyzes.

Appendix S4. Richness and abundance of the sampled species at different stages of native vegetation regeneration and agricultural land use by study area.

Appendix S5. Rarefaction curve taking into account all sampling areas.

Appendix S6. Correlation matrix among taxonomic and functional diversity metrics.

Table 1 Linear mixed model (LMM) and Binomial negative mixed model (BNMM) results of changes in stage of native vegetation regeneration agricultural land use in each vegetation type

Preserved <i>vs.</i> Closed Secondary veg.	0.19	1.001	0.31	0.60	3.04	0.002	0.3	1.04	0.3
Preserved <i>vs.</i> Open Secondary veg.	0.6	3.03	0.003	0.61	3.06	0.002	0.85	3.23	0.001
Preserved <i>vs.</i> Agriculture	0.46	2.44	0.02	0.69	3.49	<0.001	2.08	9.03	<0.001

Figure legends

Fig. 1 Location of protected areas in Brazil (a) and distribution of sampling points across protected areas and their surroundings in Aiuaba Ecological Station (b), Sete Cidades National Park (c), and Ubajara National Park (d). Blue diamond – preserved vegetation; Green circle – closed secondary vegetation; Orange triangle – open secondary vegetation; Pink square – agricultural areas. T – transect. In UNP transects 1, 2 and 3 are areas of Relictual Humid Forest, and transects 4, 5 and 6 are areas of Caatinga *sensu stricto*.

Fig. 2 Taxonomic diversity (richness, evenness, and abundance) and functional diversity (FRic, FEve, and FDiv) metrics in Caatinga *sensu stricto*. *Fric* functional richness, *FEve* Functional evenness, *FDiv* functional divergence, *P* Preserved vegetation, *C* closed secondary vegetation, *O* open secondary vegetation, *A* agricultural area.

Fig. 3 Taxonomic (richness, evenness, and abundance) and functional diversity (FRic, FEve, and FDiv) metrics in Cerrado *sensu stricto*. *Fric* functional richness, *FEve* Functional evenness, *FDiv* functional divergence, *P* Preserved vegetation, *C* closed secondary vegetation, *O* open secondary vegetation, *A* agricultural area.

Fig. 4 Taxonomic (richness, evenness, and abundance) and functional diversity (FRic, FEve, and FDiv) metrics in Relictual Humid Forest. *Fric* functional richness, *FEve* Functional evenness, *FDiv* functional divergence, *P* Preserved vegetation, *C* closed secondary vegetation, *O* open secondary vegetation, *A* agricultural area.

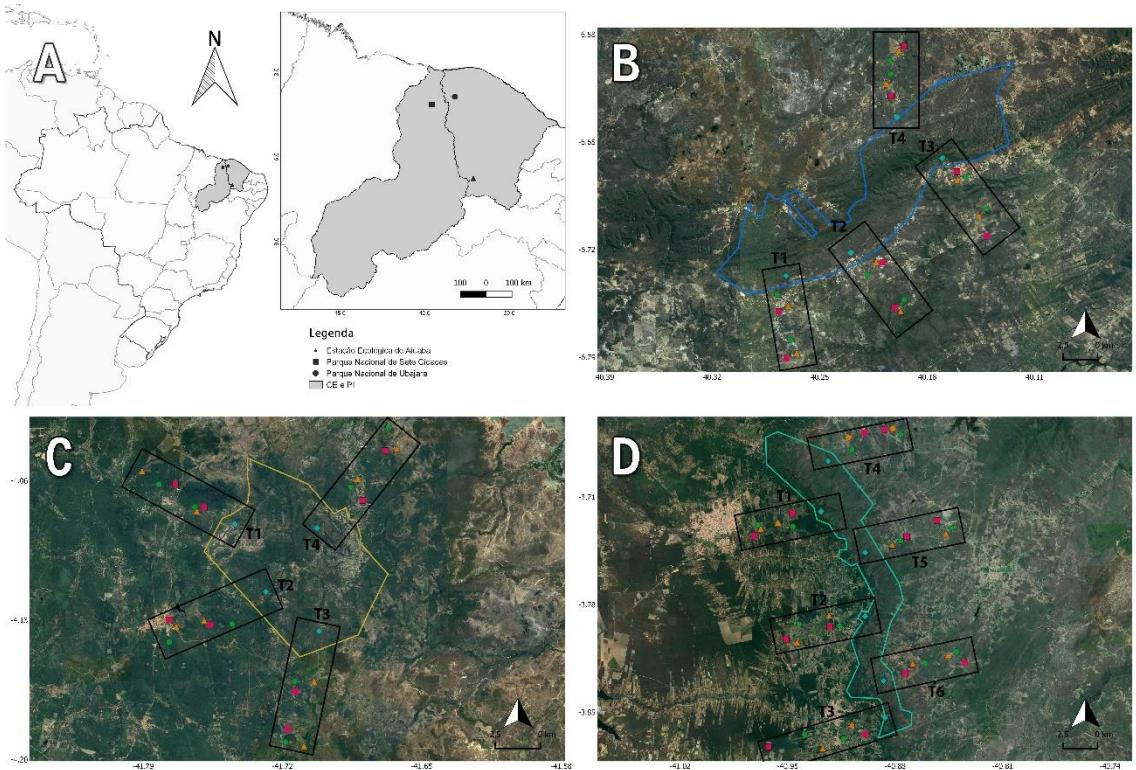


Fig. 1

Fig. 2

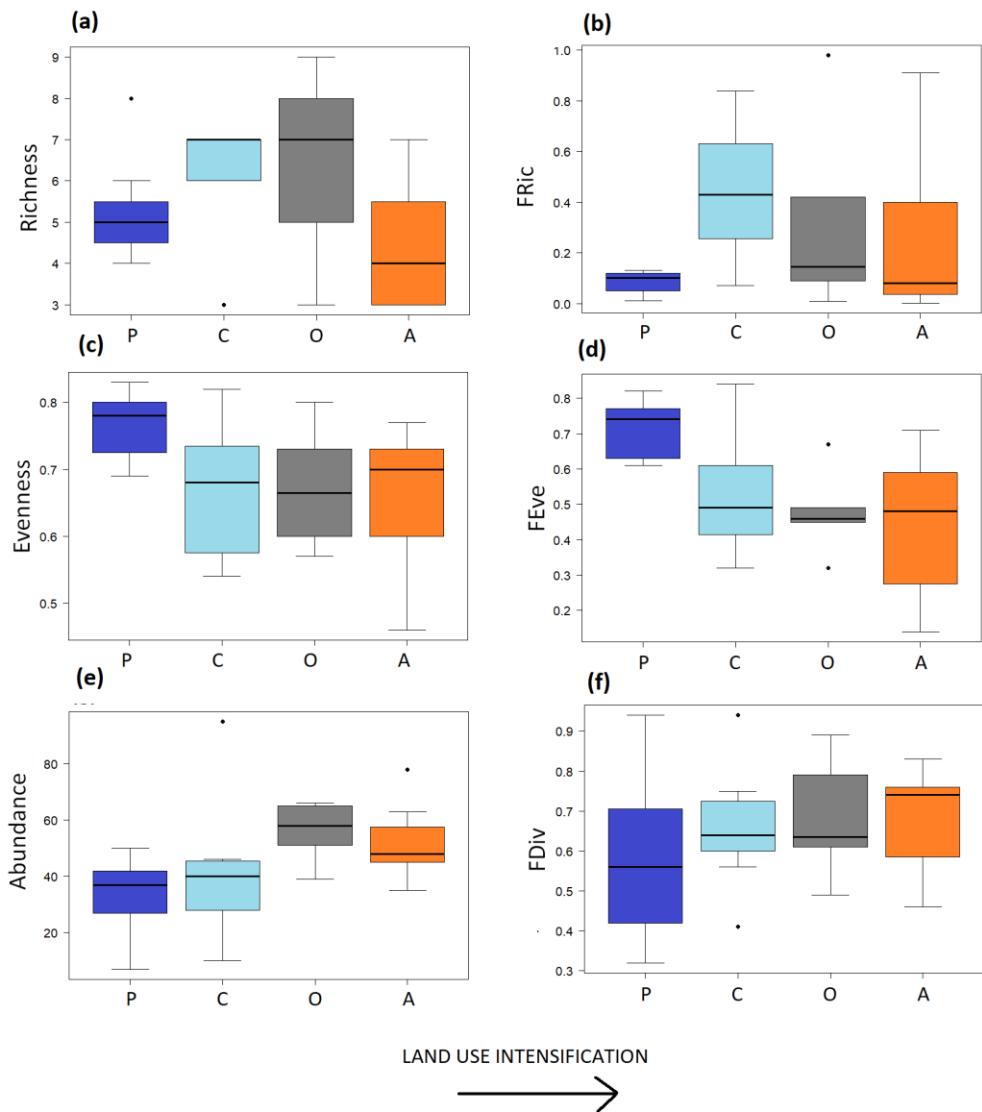


Fig. 3

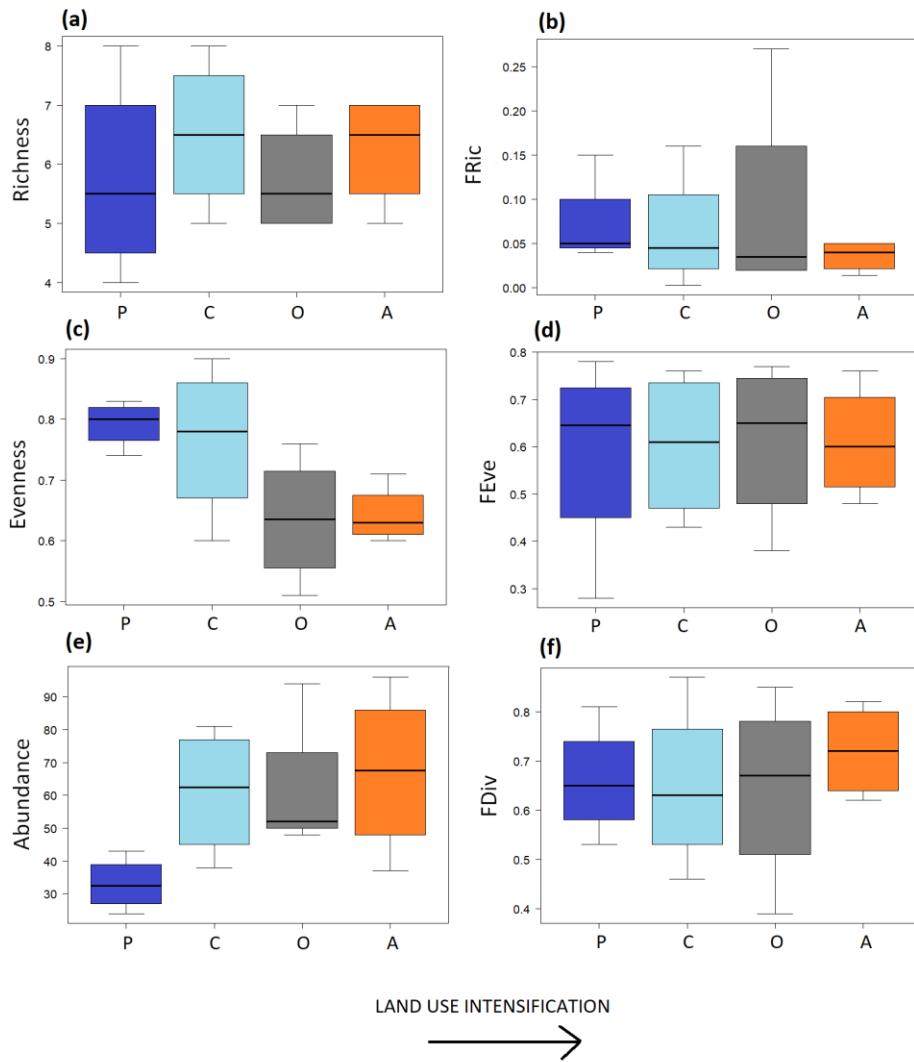
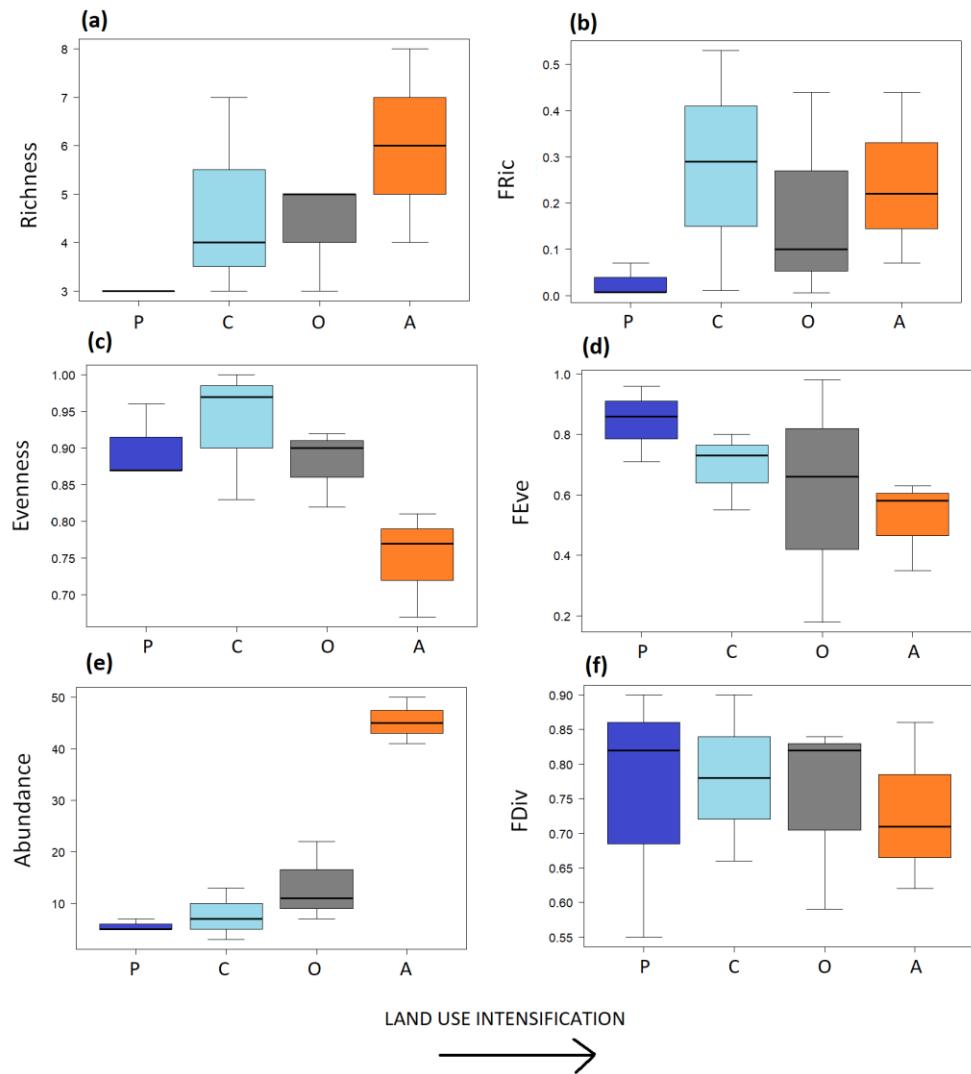


Fig. 4



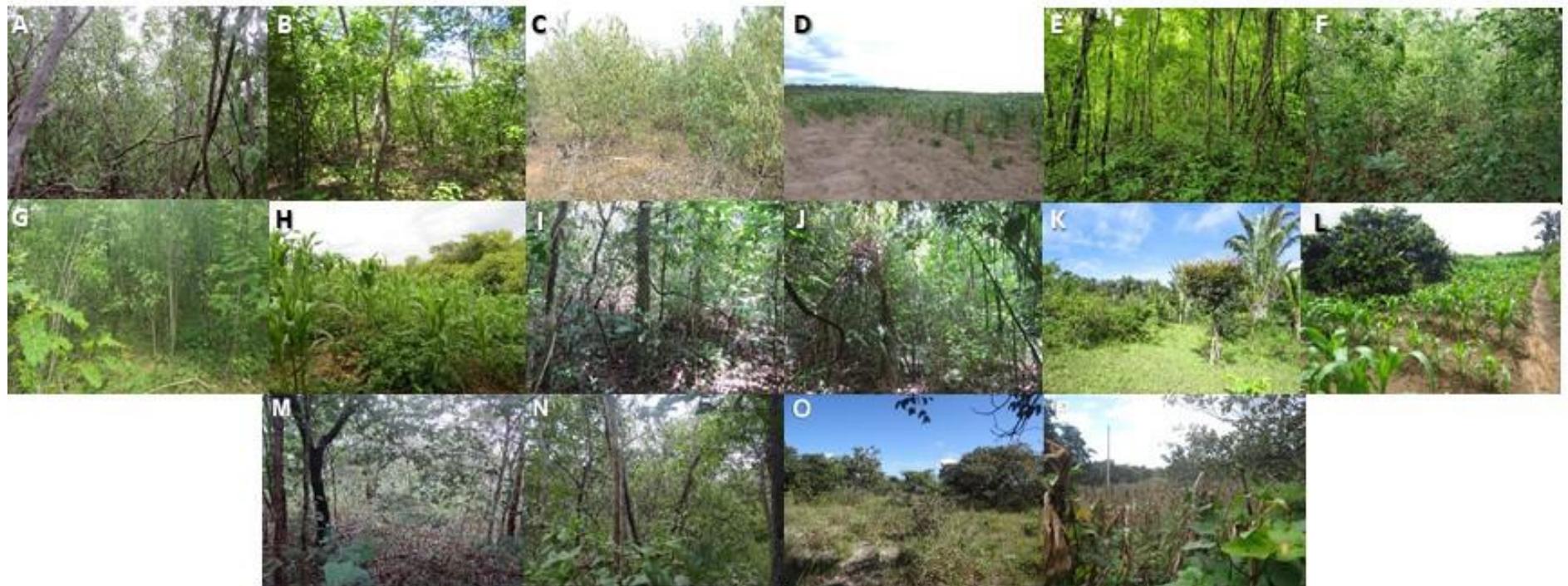
Electronic Supplemental Material (ESM)

The influence of native vegetation regeneration and land use to agriculture on lizard taxonomic and functional diversity between different vegetation types in Caatinga domain, Brazil

Ana Carolina Brasileiro*, Ronildo Alves Benício, José Guilherme Gonçalves-Sousa, Robson Waldemar Ávila

* Corresponding author. E-mail address: carolbrmelo@hotmail.com.

Appendix S1. Classes of native vegetation regeneration and use for agriculture by study area during the rainy season at Aiuaba Ecological Station, Caatinga *sensu stricto* (A - Preserved vegetation, B - Closed secondary vegetation, C - Open secondary vegetation, D - Agricultural area); Ubajara National Park, Caatinga *sensu stricto* (E - Preserved vegetation, F - Secondary closed vegetation, G - Secondary open vegetation, H - Agricultural area); Ubajara National Park, Relictual Humid Forest (I - Preserved vegetation, J - Closed secondary vegetation, K - Open secondary vegetation, L - Agricultural area); Sete Cidades National Park, Cerrado *sensu stricto* (M - Preserved vegetation, N - Secondary closed vegetation, O - Secondary open vegetation, P - Agricultural area).



Appendix S2. Matrix of traits registered for species found in the in Aiuaba Ecological Station, Ubajara National Park and Sete Cidades National Park.

TAXON	FOR	DIE	HAB	AP	SVL	LS	SOURCE
<i>Hemidactylus agrius</i>	Sw	Ins	gen	noc	48.6	2	1, 2, 8, 25, 30, this research (SVL)
<i>Hemidactylus brasiliensis</i>	Sw	Ins	arb-ter	noc	48.4	2	16, 18, 20, 30, this research (SVL)
<i>Hemidactylus mabouia</i>	Sw	Ins	Gen	noc	59.2	2	3, 7, 24, 39, 40
<i>Lygodactylus klugei</i>	Sw	Ins	Arb	diu	28	2	14, 30, 39, 40
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	Sw	Ins	Ter	diu	41.3	1.72	2, 6, 23, 30, 40
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	Sw	Ins	Sax	noc	75.2	2	2, 3, 23, 30, 39, 40
<i>Coleodactylus meridionalis</i>	Ac	ins	Fos	diu	21.6	1	23, 24, 35, this research (SVL)
<i>Brasiliscincus heathi</i>	Ac	ins	Ter	diu	63.8	4	2, 10, 23, 40
<i>Copeoglossum arajara</i>	Int	ins	Ter	diu	83.6	4.8	28, 29
<i>Copeoglossum nigropunctatum</i>	Ac	ins	Ter	diu	95	4.26	10, 23, 24, 28, 43, 44, this research (SVL)
<i>Norops fuscoauratus</i>	Ac	ins	Arb	diu	44.9	1	19, 24, 41, this research (SVL)
<i>Iguana iguana</i>	Sw	her	Arb	diu	252	21	2, 9, 19, 22, 30, 40
<i>Enyalius bibronii</i>	Sw	ins	arb-ter	diu	98.6	9	13, 17, 19, 30, this research (SVL)
<i>Polychrus acutirostris</i>	Sw	ins	Arb	diu	102.9	15.7	2, 23, 30, 40, 42
<i>Tropidurus hispidus</i>	Sw	ins	Gen	diu	96.9	5.82	2, 4, 23, 26, 30, 40
<i>Tropidurus jaguaribานus</i>	Sw	ins	Sax	diu	87.55	1.43	5
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	Sw	ins	Sax	diu	82.5	2	2, 26, 30, 40, 42

<i>Colobosaura modesta</i>	Ac	ins	Fos	diu	43.7	2	15, 19, 24, 33, 36
<i>Micrablepharus maximiliani</i>	Ac	ins	Fos	diu	37.09	2.2	11, 13, 24, 30, 33
<i>Vanzosaura multiscutata</i>	Ac	ins	Fos	diu	30.7	2	19, 24, 27, 33
<i>Ameiva ameiva</i>	Ac	ins	Ter	diu	141.4	5.3	2, 31, 32, 40
<i>Ameivula pyrrhogularis</i>	Ac	ins	Ter	diu	75.3	2.11	23, 34, 37, 40
<i>Salvator merianae</i>	Ac	omn	Ter	diu	327.2	28.6	2, 12, 21, 40

FOR foraging mode, *DIE* diet, *HAB* habit, *AP* activity period, *SVL* average male snout-vent length, *LS* average litter size, *ac* active forager, *sw* sit-and-wait, *int* intermediate forager, *ins* insects/arthropods, *her* herbivore, *omn* omnivorous, *ter* terrestrial, *arb* arboreal, *arb-ter* arboreal-terrestrial, *fos* fossorial/semi-fossorial, *sax* saxicolous, *gen* generalist, *diu* diurnal, *noc* nocturnal.

Sources:

1. Andrade, M. J. M (2015) Ecologia comportamental de *Hemidactylus agrius* Vanzolini, 1978 e *H. brasiliensis* (Amaral, 1935) (Squamata: Gekkonidae) em diferentes fitofisionomias de caatinga no nordeste do Brasil. PhD Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Brazil.
2. Andrade, M. J. M., Sales, R. F. D. & Freire, E. M. X. (2013). Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotrop.* **13**, 199–209.
3. Albuquerque, N. R. D., Costa-Urquiza, A. D. S., Soares, M. P., Alves, L. S. & Urquiza, M. V. S. (2013). Diet of two sit-and-wait lizards, *Phyllopezus pollicaris* (Spix, 1825) (Phyllodactylidae) and *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818) (Gekkonidae) in a perianthropic area of Mato Grosso do Sul, western Brazil. *Biota Neotrop.* **13**, 376–381.
4. Albuquerque, R. L., Protázio, A. S., Cavalcanti, L. B. Q., Lopez, L. C. S. & Mesquita D. O. (2018). Geographical Ecology of *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) and *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) in a Neotropical Region: A Comparison among Atlantic Forest, Caatinga, and Coastal Populations. *J. Herpetol.* **52**, 145–155.
5. Alcantara, E. P., Ferreira-Silva, C., Sousa, J. G. G., Ávila, R. W. & Morais, D. H. (2018). Ecology and parasitism of the lizard *Tropidurus jaguaribanus* (Squamata: Tropiduridae) from northeastern Brazil. *Phyllomedusa* **17**, 195–210.
6. Alcantara, E. P., Ferreira-Silva, C., Gonçalves-Sousa, J. G., Morais, D. H. & Ávila, R. W. (2019). Feeding ecology, reproductive biology, and parasitism of *Gymnodactylus geckoides* Spix, 1825 from a Caatinga area in Northeastern Brazil. *Herpetol. Conserv. Biol* **14**, 641–647.
7. Anjos, L. A. & Rocha, C. F. D. (2008) Reproductive ecology of the invader species gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* in an area of Southeastern Brazil. *Iheringia: Ser. Zool.* **98**, 205–209.
8. Bezerra, C. H., Passos, D. C., Mesquita, P. C. M. D. & Borges-Nojosa, D. M. (2011). *Hemidactylus agrius* (Country Leaf-Toed Gecko). Reproduction. *Herpetol. Rev.* **42**, 274–275.
9. Campos, Z. & Desbiez, A. L. J. (2013). Structure of size and reproduction of Green Iguanas (*Iguana iguana*) in the Brazilian Pantanal. *Reptil. Amphib.* **20**, 53–56.

10. Cooper Jr., W. E. (2005). The foraging mode controversy: both continuous variation and clustering of foraging movements occur. *J. Zool.* **267**, 179–190.
11. Dal Vechio, F., Recoder, R., Zaher, H. & Rodrigues, M. T. (2014). Natural history of *Micrablepharus maximiliani* (Squamata: Gymnophthalmidae) in a Cerrado region of northeastern Brazil. *Zool.* **31**, 114–118.
12. Diniz, H. S., Feio, R. N., De Assis, C. L. & Guedes, J. J. M. (2021). Diet of *Salvator merianae* (Squamata: Teiidae): new prey item and review of predation records. *North West J. Zool.* **17**, 309–314.
13. Dorigo, T. A., Maia-Carneiro, T., Almeida-Gomes, M., Siqueira, C. C., Vrcibradic, D., Van Sluys, M. & Rocha, C. F. D. (2014). Dieta e helmintos de *Enyalius brasiliensis* (Lacertilia, Iguania, Leiosauridae) em um remanescente de Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Braz. J. Biol.* **74**, 199–204.
14. Galdino, C. A. B., Passos, D. C., Zanchi, D. & Bezerra, C. H. (2011). *Lygodactylus klugei* sexual dimorphism, habitat, diet. *Herpetol. Rev.* **42**, 275–276.
15. Grizante, M. B. (2009). Ecologia comportamental de *Hemidactylus Agrius* Vanzolini, 1978 e *H. brasilianus* (Amaral, 1935) (Squamata: Gekkonidae) em diferentes fitofisionomias de Caatinga no Nordeste do Brasil. PhD Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
16. Kratochvil, L. & Kubicka, L. (2007). Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Funct. Ecol.* **21**, 171–177.
17. Lagares, M. A. (2019). História natural e dietas de *Enyalius bibronii* (Squamata, Leiosauridae) em um enclave de Mata Atlântica. Undergraduate thesis, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brazil.
18. Lima, V. F., Brito, S. V., Araujo Filho, J. A., Teles, D. A., Ribeiro, S. C., Teixeira, A. A. M., Pereira, A. M. A. & Almeida, W. O. (2017). Helminth parasites of Phyllodactylidae and Gekkonidae lizards in a Caatinga ecological station, northeastern Brazil. *Biotrópica* **17**, 1–7.
19. Meiri, S., Avila, L., Bauer, A. M., Chapple, D. G., Das, I., Doan, T. M., ... Roll, U. (2020). The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **00**, 1–16.

20. Menezes, V. G., Santos, N. M., Bezerra, R. S., Gogliath, M. & Ribeiro, L. B. (2013). *Hemidactylus brasiliensis* (Amaral's Brazilian Gecko). Diet. *Herpetol. Rev.* **44**, 143–144.
21. Meshaka, W. E., Mazzotti, F. J. & Rochford, M.R. (2019). Ecological plasticity and the future of the Argentine Giant Tegu (*Salvator merianae* Dumeril and Bibron, 1839) in the southeastern US. *Southeast. Nat.* **18**, 659–676.
22. Meshaka, W. E., Smith, H. T., Golden, E., Moore, J. A., Fitchett, S., Cowan, E. M., et al. (2007). Green iguanas (*Iguana iguana*): The unintended consequence of sound wildlife management practices in a South Florida state park. *Herpetol. Conserv. Biol.* **2**, 149–156.
23. Mesquita, D.O., Colli, G. R. (2010). Life history patterns in South American tropical lizards. In: *Reproducción en reptiles: morfología, ecología y evolución*. (eds. O. H. Gallegos, F. R. M. Cruz, & J. F. M. Sánchez) pp. 45–7. Universidad Autónoma del Estado de México, México.
24. Mesquita D. O., Costa G. C., Garda A. A. & Delfim F. R. (2017). Species Composition, Biogeography, and Conservation of the Caatinga Lizards. In: *The largest tropical dry forest region in South America*. (orgs. J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli) pp 133–149. Springer Publishing International, Cham, Switzerland.
25. Passos, D. C., Barbosa Galdino, C. A., Bezerra, C. H. & Zanchi-Silva, D. (2015). On the natural history of the poorly known Neotropical lizard *Hemidactylus agrius* (Squamata: Gekkonidae). *North-Western J. Zool.* **11**, 133–137.
26. Pelegrin, N., Mesquita, D. O., Albinati, P., Caldas, F. L. S., Cavalcanti, L. B. Q., Costa, T. B., Falico, D. A., Galdino, J. Y. A., Tucker, D. B., Garda, A. A., 2017. Extreme specialization to rocky habitats in *Tropidurus* lizards from Brazil: Trade-offs between a fitted ecomorph and autoecology in a harsh environment. *Austral Ecol.* **42**, 677–689.
27. Recoder, R. S., Werneck, F. P., Teixeira Jr, M., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., Rodrigues, M. T. (2014). Geographic variation and systematic review of the lizard genus *Vanzosaura* (Squamata, Gymnophthalmidae), with the description of a new species. *Zool. J. Linn. Soc.* **171**, 206–225.
28. Ribeiro, S. C., Teles, D. A., Mesquita, D. O., Almeida, W. O., Anjos, L. A., Guarnieri, M. C. (2015). Ecology of the skink, *Mabuya arajara* Rebouças-Spieker, 1981, in the Araripe Plateau, northeastern Brazil. *J. Herpetol.* **49**, 237–244.

29. Ribeiro, S. C., Teles, D. A., Mesquita, D. O., Almeida, W. O., Anjos, L.A & Guarnieri, M. C. (2019). Thermal ecology, activity pattern, habitat, and microhabitats used by the skink *Mabuya arajara* (Squamata: Scincidae) in the Araripe Plateau, northeastern Brazil, *J. Nat. Hist.* **53**, 2365–2377.
30. Rodrigues M. T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In: Ecologia e conservação da Caatinga. (eds. I. R. Leal; M. Tabarelli & J. M. C. Silva) pp 181–236. Editora Universitária da UFPE, Recife.
31. Sales, R. F. D., Freire, E. M. X. (2020). Female reproduction in the lizard *Ameiva ameiva* (Squamata: Teiidae) in a Caatinga site of northeastern Brazil. *Biota Amazônia* **10**, 17–19.
32. Sales, R. F. D., Ribeiro, L. B., Jorge, J. S., Freire, E. M. X. (2011). Habitat use, daily activity periods, and thermal ecology of *Ameiva ameiva* (Squamata: Teiidae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Phyllomedusa* **10**, 165–176.
33. Shepard, D. B. (2007). Habitat but not body shape affects predator attack frequency on lizard models in the Brazilian Cerrado. *Herpetologica* **63**, 193–202.
34. Silva, L. A. F., Manoel, P. S., Uieda, V. S., Ávila, R. W. & Silva, R. J. (2019). Spatio-temporal Variation in Diet and its Association with Parasitic Helminths in *Ameivula pyrrhogularis* (Squamata: Teiidae) from Northeast Brazil. *Herpetol. Conserv. Biol.* **14**, 325–336.
35. Silva, E. A., Melo-Junior, M. & Santos, E. M. (2015). Ocupação, comportamento e hábito alimentar de *Coleodactylus meridionalis* (Boulenger, 1888) (Squamata: Sphaerodactylidae) em uma floresta serrana, sertão do Pajeú, PE. *Revista Ouricuri* **5**, 39–52.
36. Torelli, G. A., Eisemberg, C., Brassalotti, R. A. & Bertoluci, J. (2017). *Colobosaura modesta* (Bahia Colobosaura) Diet. *Herpetol. Rev.* **48**, 641–642.
37. Uchôa, L. R., Delfim, F. R., Mesquita, D. O., Colli G. R., Garda, A. A. & Guedes, T. B. (2022). Lizards (Reptilia: Squamata) from the Caatinga, northeastern Brazil: Detailed and updated overview. *Vertebr. Zool.* **72**, 599–659.
38. Vitt, L. J. (1981). Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *Am. Nat.* **117**, 506–14.
39. Vitt, L. J. (1986). Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia* **1986**, 773–786.

40. Vitt, L. J. (1995). The ecology of tropical lizard in the caatinga of northeast Brazil. *Occ. Pap. Sam Noble Oklahoma Mus. Nat. Hist.* **1**, 1–29.
41. Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. A., Sartorius, S. S. & Espósito, M. C. (2003). Life above ground: Ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Can. J. Zool.* **81**, 142–156.
42. Vitt, L. J. & Lacher, T. E. (1981). Behavior, habitat, diet and reproduction of the iguanid lizard *Polychrus acutirostris* in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Herpetologica* **37**, 53–63.
43. Vitt, L. J., Zani, P. A. (1998). Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the northern Amazon of Brazil. *J. Trop. Ecol.* **14**, 63–86.
44. Vitt, L. J., Zani, P. A. & Marinho Lima, A. C. (1997). Heliotherms in tropical rain forest: the ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curuá-Una of Brazil. *J. Trop. Ecol.* **13**, 199–220.

Appendix S3. Codes performed in R and used in the analyzes.

```
##Models - Caatinga sensu stricto, Relictual Humid Forest and Cerrado sensu stricto##
# Loading packages#
library (MASS)
library (nlme)
# Loading data#
geral <- read.csv ("socaatinganovo_portrans.csv", sep=";", dec=". ", h=T)
geral1 <- read.table ("somsvnovo_portrans.csv", sep=";", dec=". ", h=T)
geral2 <- read.table ("socerradonovo_portrans.csv", sep=";", dec=". ", h=T)
attach (geral)
attach (geral1)
attach (geral2)
#Identify the explanatory variable (land use intensification) as a factor#
factor_np_vector <- as.factor (np_cat)
#Effects of land use intensification in evenness - LMM#
m1 = lme (fixed = equita ~ factor_np_vector, random = ~ 1|transecto)
summary (m1)
plot (m1)
#Effects of land use intensification in FEve - LMM#
m2 = lme (fixed = feve ~ factor_np_vector, random = ~ 1|transecto)
summary (m2)
plot (m2)
#Effects of land use intensification in FRic - LMM#
m3 = lme (fixed = fric ~ factor_np_vector, random = ~ 1|transecto)
summary (m3)
plot (m3)
#Effects of land use intensification in FDiv - LMM#
m4 = lme (fixed = fdiv ~ factor_np_vector, random = ~ 1|transecto)
summary (m4)
plot (m4)
#Effects of land use intensification in richness - NBMM#
m5<-glmer.nb (riqueza~factor_np_vector+(1|transecto), family=quasipoisson)
```

```
summary (m5)
plot (m5)
#Effects of land use intensification in abundance - NBMM#
m6<-glmer.nb (abund~factor_np_vector+(1|transecto),family=quasipoisson)
summary (m6)
plot (m6)
###Rarefaction curve###

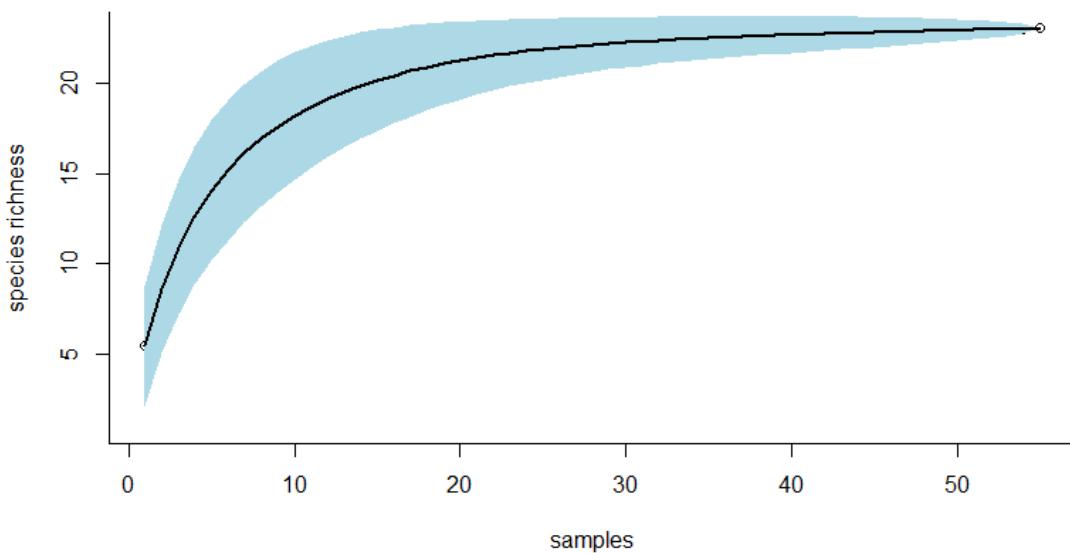
#Loading package#
library (BiodiversityR)
#Loading data#
read.table ("carol-curva.txt",h=T)->curva
#Rarefaction curve#
Accum.21 <- accumresult (curva, method='rarefaction')
accumplot (Accum.1, ci.type="poly",
col="black", lwd=2, ci.lty=0, ci.col="lightblue",
xlab="Samples", ylab="Species richness")
```

Appendix S4. Richness and abundance distribution of the sampled species at each class of native vegetation regeneration and land use to agriculture by study area. P = Preserved vegetation, C = closed secondary vegetation, O = open secondary vegetation, A = agricultural areas.

<i>Iguana iguana</i>	0	0	1	0	0	1	0	4	1	0	0	1	-	-	-	-
Leiosauridae																
<i>Enyalius bibronii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3	0	0
Polychrotidae																
<i>Polychrus acutirostris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	1	0	-	-	-	-
Tropiduridae																
<i>Tropidurus hispidus</i>	78	65	81	99	38	42	26	50	36	81	85	74	0	2	11	44
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>	14	6	36	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	-	-	-	-	35	86	66	22	4	67	37	44	-	-	-	-
Gymnophthalmidae																
<i>Colobosaura modesta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	4	0	-	-	-	-
<i>Micrablepharus maximiliani</i>	-	-	-	-	0	3	0	1	18	16	1	4	0	0	1	2
<i>Vanzosaura multiscutata</i>	4	4	12	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Teiidae																
<i>Ameiva ameiva</i>	1	4	3	0	1	0	0	2	2	9	4	4	0	3	1	7
<i>Ameivula pyrrhogularis</i>	14	34	82	88	1	1	14	84	49	38	108	121	0	0	9	55
<i>Salvator merianae</i>	0	2	1	1	0	2	2	1	0	0	1	0	0	2	2	1
Species richness by land use categories	10	11	12	8	7	9	5	10	10	9	10	10	4	7	7	9
Chao 2	10.9 ± 2.25	11 ± 0.11	12.4 ± 1.24	12.7 ± 5.75	9.35 ± 2.36	11.8 ± 3.97	5 ± 0.39	10.4 ± 2.44	14.4 ± 6.5	8 ± 0.51	12.1 ± 3.26	12.8 ± 4.31	4 ± 0.22	7 ± 0.11	7.31 ± 0.88	10.4 ± 2.43

Jackknife 1	11.8 ± 1.81	11.95 ± 0.95	13.9 ± 1.31	12.7 ± 1.86	10.7 ± 1.37	12.7 ± 1.71	5 ± 0	11.8 ± 1.51	12.6 ± 1.52	8.95 ± 95	12.8 ± 1.58	12.8 ± 1.5	4.88 ± 0.88	7.94 ± 0.94	8.88 ± 1.29	11.8 ± 1.51
Species richness by vegetation type	14				13				14				12			
Abundance by land use categories	141	147	245	195	90	145	114	170	132	245	248	268	17	23	40	133
Abundance by vegetation type	728				518				893				213			

Appendix S5. Rarefaction curve taking into account all sampling areas.



Appendix S6. Correlation matrix among taxonomic and functional diversity metrics.

Metrics	Rich	Eve	Abun	FRic	FEve	FDiv
Richness	1					
Evenness	-0.12	1				
Abundance	0.38	-0.62	1			
FRic	0.47	-0.07	0.03	1		
FEve	-0.28	0.33	-0.36	-0.21	1	
FDiv	-0.03	0.21	-0.18	-0.17	-0.27	1

Significant values in bold. *Rich* richness, *Eve* Evenness, *Abund* abundance, *FRic* functional richness, *FEve* functional evenness, *FDiv* functional divergence.

3 CAPÍTULO II

Homogeneização biótica em taxocenoses de lagartos associada a mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para a agricultura em áreas do domínio Caatinga, Brasil

Ana Carolina Brasileiro^{a,*}, José Guilherme Gonçalves-Sousa^{b,c}, Robson Waldemar Ávila^{a,b}

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Brasil. Código postal 60440-900.

^b Núcleo Regional de Ofiologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Campus do PICI, Fortaleza, CE, 60440-900, Brasil.

^c Departamento de Biologia, Universidade Regional do Cariri, Campus Campos Sales, Ceará, Brasil.

* Autor correspondente. E-mail: carolbrmelo@hotmail.com.

Resumo

A conversão de vegetação nativa em áreas antrópicas, como o uso do solo para agricultura, pode ocasionar severas ameaças à biodiversidade, como a perda de diversidade taxonômica e funcional. Quando áreas de agricultura são abandonadas, estas tendem a restaurar sua diversidade ao longo do tempo, através da regeneração da vegetação nativa. Mudanças em padrões de diversidade, entretanto, por vezes só podem ser observados quando saímos de uma escala menor e partimos para uma escala mais ampla espacialmente. Neste trabalho, investigamos como mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e como o uso do solo para a agricultura em distintos tipos de vegetação do domínio Caatinga (*Caatinga sensu stricto*, *Cerrado sensu stricto* e Floresta Úmida Relictual) afetam a diversidade de lagartos em diferentes escalas. Em escala local, investigamos os efeitos do uso do solo sobre a dissimilaridade taxonômica e funcional na composição de espécies. Em escala regional, testamos se tais efeitos conduzem à homogeneização biótica. Em ambas as escalas, avaliamos o quanto esses efeitos afetam a riqueza de espécies. Em áreas de agricultura houve redução na riqueza de espécies na Caatinga e aumento na Floresta Úmida Relictual, enquanto não

encontramos diferenças no Cerrado. Em escala regional, não houve mudança na riqueza de espécies com as mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa ou uso agrícola do solo. A dissimilaridade taxonômica aumentou em áreas de agricultura na Caatinga e a dissimilaridade taxonômica e funcional na Floresta Úmida Relictual, mesmo em estágios mais tardios de regeneração da vegetação (vegetação secundária fechada), indicando mudanças mais intensas nesse tipo de vegetação do que nos demais. A nível regional identificamos homogeneização taxonômica em áreas de vegetação secundária aberta e áreas de agricultura, mas não identificamos homogeneização funcional. É possível que estes aspectos sejam atribuídos à existência de muitas espécies tolerantes em sobreviver em ambientes abertos na Caatinga e no Cerrado, ou à redundância funcional. Apesar da ausência de homogeneização funcional, aspectos como redução da equitabilidade e equitabilidade funcional com o uso do solo em estágios mais precoces de regeneração da vegetação nativa, identificados anteriormente nessas taxocenoses, podem torná-las mais sensíveis a mudanças ambientais.

Palavras-chave: Beta diversidade. Distúrbios antropogênicos. Dissimilaridade composicional. Perda de biodiversidade. Squamata.

Introdução

A conversão de vegetação natural em áreas antrópicas ocasiona mudanças ambientais severas, através de diferenças nas condições (e.g. Sutton et al. 2014) e disponibilidade de recursos (e.g. Neckel-Oliveira 2007; Spaan et al. 2020). A resposta a estas mudanças, entretanto, pode diferir entre espécies. Enquanto algumas podem se beneficiar com alterações ambientais, como espécies generalistas (e.g. ave exótica *Passer domesticus* MacGregor-Fors et al. 2017; o lagarto invasor *Hemidactylus mabouia* Anjos e Rocha 2008 e o lagarto *Tropidurus hispidus* Andrade 2019), outras podem declinar ou mesmo desaparecer (Bell e Donelli 2006; Suazo-Ortuño et al. 2007), como espécies raras e especialistas, mais vulneráveis a estas mudanças (Hartley e Kunin, 2003; Devictor et al. 2008; Hewitt et al. 2010). A partir dessas variações, alterações na riqueza e composição de espécies podem ser geradas (e.g. mamíferos – Conde e Rocha 2006; Wai et al. 2017; lagartos - Berriozabal-Islas et al. 2017; aves – Liang et al. 2019; plantas – Hammond et al. 2020) e levar à homogeneização biótica, que engloba diferentes facetas da diversidade, como taxonômica (Liang et al. 2019), filogenética (Nowakowski et al. 2018) e funcional (Le Provost et al.

2020). A incorporação de diferentes facetas para avaliar o efeito de mudanças na diversidade possibilita uma compreensão mais geral de como as alterações ambientais afetam a biodiversidade (Liang et al. 2019).

A homogeneização biótica, em sua faceta taxonômica, ocorre quando grupos de organismos vivendo em diferentes áreas são cada vez mais semelhantes entre si (Pakeman 2011; Marcacci et al. 2021). Esta perda de diversidade pode levar também à perda de funções ecossistêmicas, gerando homogeneização funcional (Hautier et al. 2018; Liang et al. 2019). Isto ocorre quando traços dos organismos para suportar ambientes estressores são semelhantes, tendo como consequência uma convergência dessas características na taxocenose (Smart et al. 2006; Devictor et al. 2008). Entretanto, quando diferentes espécies desempenham funções semelhantes (redundância funcional) é possível que determinadas funções sejam mantidas, mesmo com a perda de algumas espécies (Laliberté et al. 2010), gerando um declínio na faceta taxonômica, mas não na faceta funcional. Uma alta diversidade funcional possibilita uma maior variedade de respostas a mudanças ambientais, e consequentemente maior estabilidade ambiental (Tilman 2001). Entretanto, padrões de diversidade podem variar dependendo da escala de estudo (Cavender-Bares et al. 2006; Winter et al. 2009; Gonçalves-Sousa et al. 2022). Avaliar padrões de diversidade em diferentes escalas contribui para uma compreensão mais ampla de respostas da biodiversidade às mudanças ambientais (Tylianakis et al. 2006).

É esperado que áreas geograficamente mais próximas sejam mais similares em composição de espécies devido, por exemplo, maior similaridade em condições e recursos que áreas mais distantes (e.g. Menin et al. 2017; Araújo et al. 2020). Com o aumento da distância espacial é esperado que áreas distintas sejam mais diferentes entre si devido, por exemplo, o aumento da heterogeneidade ambiental (Stein et al. 2014), assim escalas maiores tendem a apresentar uma maior diversidade de espécies (Tamme et al. 2010). Entretanto, a introdução de espécies invasoras, dentre as quais algumas são cosmopolitas, e a perda de espécies nativas podem tornar áreas com composição distinta cada vez mais semelhantes, levando à homogeneização biótica (ver padrões em Olden e Poff 2003). Padrões de riqueza de espécie também podem sofrer influência da escala espacial (Sreekar et al. 2018). Para a riqueza de espécies, um aumento em escala local pode não refletir em aumento em escala regional (revisão em Antón-Pardo 2019), devido, por exemplo, o processo de homogeneização biótica (Chase et al. 2019). Mesmo com um número elevado de espécies em escala menores, estas podem se repetir com frequência entre diferentes locais através da perda de espécies raras e

ganho de espécies amplamente distribuídas, tornando áreas diferentes cada vez mais similares em composição (Finderup Nielsen et al. 2019). Mudanças na riqueza de espécies podem ocorrer de forma independente de mudanças na dissimilaridade entre sítios (diversidade beta), assim a homogeneização biótica pode ser identificada independente de alterações na riqueza (Gossner et al. 2016).

Uma região de interesse para avaliar o processo de homogeneização biótica é o semiárido brasileiro, visto que considerável proporção do seu ambiente natural já foi alterado por atividades antropogênicas (Silva e Barbosa 2017). Nesta região, as taxas de evapotranspiração frequentemente excedem as taxas de pluviosidade, causando déficit hídrico na maior parte do ano (Andrade et al. 2017), induzindo respostas morfológicas (e.g. glândulas de secreção de lipídios e camada dérmica calcificada em espécies de anfíbios, Navas et al. 2004), comportamentais (e.g. migrações em aves, Araujo e Silva, 2017) e fisiológicas na fauna (e.g. estivação em anfíbios, Jared et al. 2020). O tipo de vegetação predominante na região é a Caatinga *sensu stricto*, uma formação vegetal caducifólia, composta por árvores e arbustos muitas vezes espinhosos (Prado 2003). Apesar da predominância da Caatinga *sensu stricto* no Nordeste do Brasil, também são encontradas nesta região áreas de exceção, como enclaves de Cerrado e Floresta Úmida Relictual (Moro et al. 2015; Santos 2018), formados através de diferentes processos ecológicos, evolutivos e biogeográficos (Santos et al. 2007; Queiroz et al. 2017). Estes enclaves podem apresentar espécies da fauna distintas às de áreas de Caatinga *sensu stricto* adjacentes (e.g. Loebmann e Haddad 2010; Araújo et al. 2020), resultando em maior diversidade de espécies a nível regional quando diferentes tipos de vegetação são englobados (Roberto e Loebmann 2016; Garda et al. 2017; Mesquita et al. 2017). Em um trabalho com lagartos destas regiões, as espécies de lagartos da Floresta Úmida Relictual parecem ser mais sensíveis a mudanças ambientais que espécies das áreas de Cerrado e Caatinga investigadas (Brasileiro et al. 2022, em revisão), possivelmente pela presença de espécies mais tolerantes vivendo na Caatinga e no Cerrado e a presença de espécies mais sensíveis à degradação ambiental vivendo em áreas de Floresta Úmida (Nogueira et al. 2009; Passos et al. 2016; Vitt et al. 1998).

Neste trabalho, investigamos como mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para agricultura em diferentes escalas espaciais (local e regional) afetam a diversidade de lagartos em diferentes tipos de vegetação no domínio Caatinga (Caatinga *sensu stricto*, Cerrado *sensu stricto* e Floresta Úmida Relictual). Em escala local (cada localidade, com um tipo específico de vegetação), avaliamos se ocorrem mudanças na

riqueza de espécies e na dissimilaridade taxonômica e funcional com mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e pelo uso do solo para agricultura. Em escala regional (diferentes localidades e seus diferentes tipos de vegetação, analisadas conjuntamente), avaliamos repostas na riqueza de espécies, e se há homogeneização taxonômica e funcional com a mudança no estágio de regeneração da vegetação nativa e com o uso do solo para agricultura. Esperamos encontrar: i) Ausência de mudanças na riqueza de espécies em escala regional em estágios mais precoces de regeneração da vegetação nativa (vegetação secundária aberta) e áreas de agricultura; ii) Mudança da dissimilaridade taxonômica e funcional local mais intensa na Floresta Úmida Relictual que na Caatinga e no Cerrado; iii) Homogeneização taxonômica e funcional em estágios mais precoces de regeneração da vegetação nativa (vegetação secundária aberta) e áreas de agricultura a nível regional.

Materiais e métodos

Área de estudo

Realizamos expedições em áreas de Caatinga (Estação Ecológica de Aiuba e Parque Nacional de Ubajara), Floresta Úmida Relictual (Parque Nacional de Ubajara) e Cerrado (Parque Nacional de Sete Cidades) em três áreas de proteção ambiental e suas respectivas zonas de entorno. A Estação Ecológica de Aiuba (EEA) está localizada no estado do Ceará no município de Aiuba, que apresenta pluviosidade média anual de 568,4 mm, clima tropical quente-semiárido e Caatinga arbustiva-arbórea como vegetação predominante (Ipece - Aiuba 2017). A Caatinga arbustiva-arbórea trata-se de uma vegetação predominantemente caducifólia no período seco (Prado 2003) e é também denominada de Caatinga *sensu stricto* (Moro et al 2015).

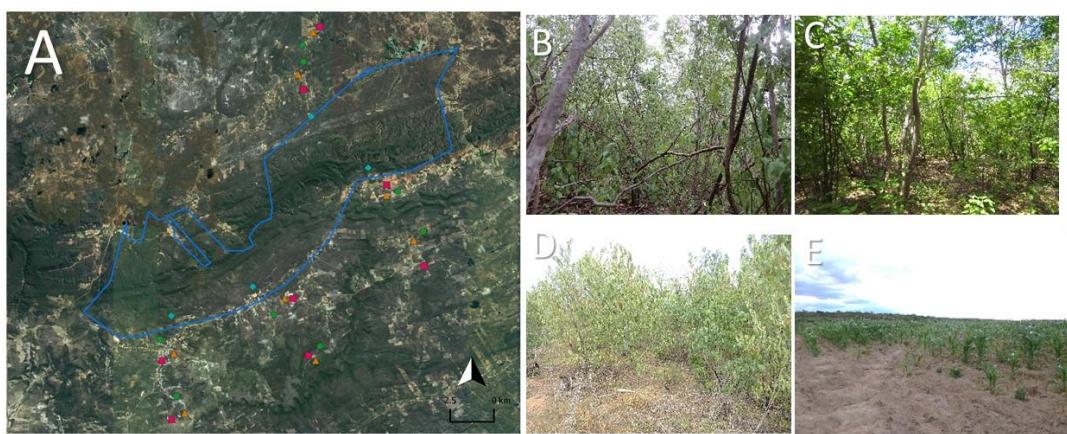
O Parque Nacional de Sete Cidades (PNSC) está localizado a noroeste no estado do Piauí, numa área de ecótono entre Cerrado e Caatinga, apresenta pluviosidade média anual de 1337 mm e Cerrado aberto como vegetação predominante (Santos 2018). O Cerrado aberto trata-se de uma formação de savana composta por árvores e arbustos espaçados, associados a uma vegetação herbácea constituída predominantemente por gramíneas, e é também denominado de Cerrado *sensu stricto* (Santos et al. 2020).

O Parque Nacional de Ubajara (PNU), localizado a noroeste no estado do Ceará, apresenta diferentes tipos de vegetação. Nas áreas de Floresta Úmida Relictual (parte em Ubajara, 847,5 m de altitude), apresenta pluviosidade média anual de 1483,5 mm e clima tropical quente sub-úmido (Ipece – Ubajara 2017). As Florestas Úmidas nordestinas são

compostas por árvores perenes de extrato elevado, além de uma presença mais frequente de epífitas, samambaias e briófitas (Moro et al. 2015), e apresentam uma elevada similaridade com a Floresta Atlântica (Castro et al. 2019), apesar de algumas áreas também compartilharem de espécies da Floresta Amazônica (Santos et al. 2007). Nas áreas de Caatinga (aproximadamente 121 m altitude), a pluviosidade média anual é de 1139,2 mm e o clima é Tropical Quente Semi-árido e Tropical Quente Semi-árido Brando (Ipece – Frecheirinha 2017). As duas áreas de Caatinga investigadas nesse estudo diferem uma da outra, por exemplo, pela pluviosidade média (maior em PNU e seus arredores que em EEA).

Delineamento amostral

Nós delimitamos quatro transecções em cada área de preservação (com uma distância mínima de 3 km uma da outra), com exceção do PNU, onde delimitamos três transecções na área de Floresta Úmida Relictual e três transecções na área de Caatinga. Cada transecção partiu de dentro da área de preservação em direção às áreas externas e contou com sete pontos de amostragem, um de vegetação preservada dentro da área de preservação, e as demais (duas de vegetação secundária fechada, duas de vegetação secundária aberta e duas áreas de agricultura) fora da área de preservação (Fig. 1). Cada ponto em cada transecção apresentou uma distância mínima de 500 metros um do outro. Ao total 28 pontos foram amostrados nas áreas com quatro transecções (EEA – Caatinga e PNSC – Cerrado) e 21 pontos na área com três transecções (PNU – Caatinga e Floresta Úmida Relictual), totalizando 98 pontos amostrados em todas as áreas de estudo.



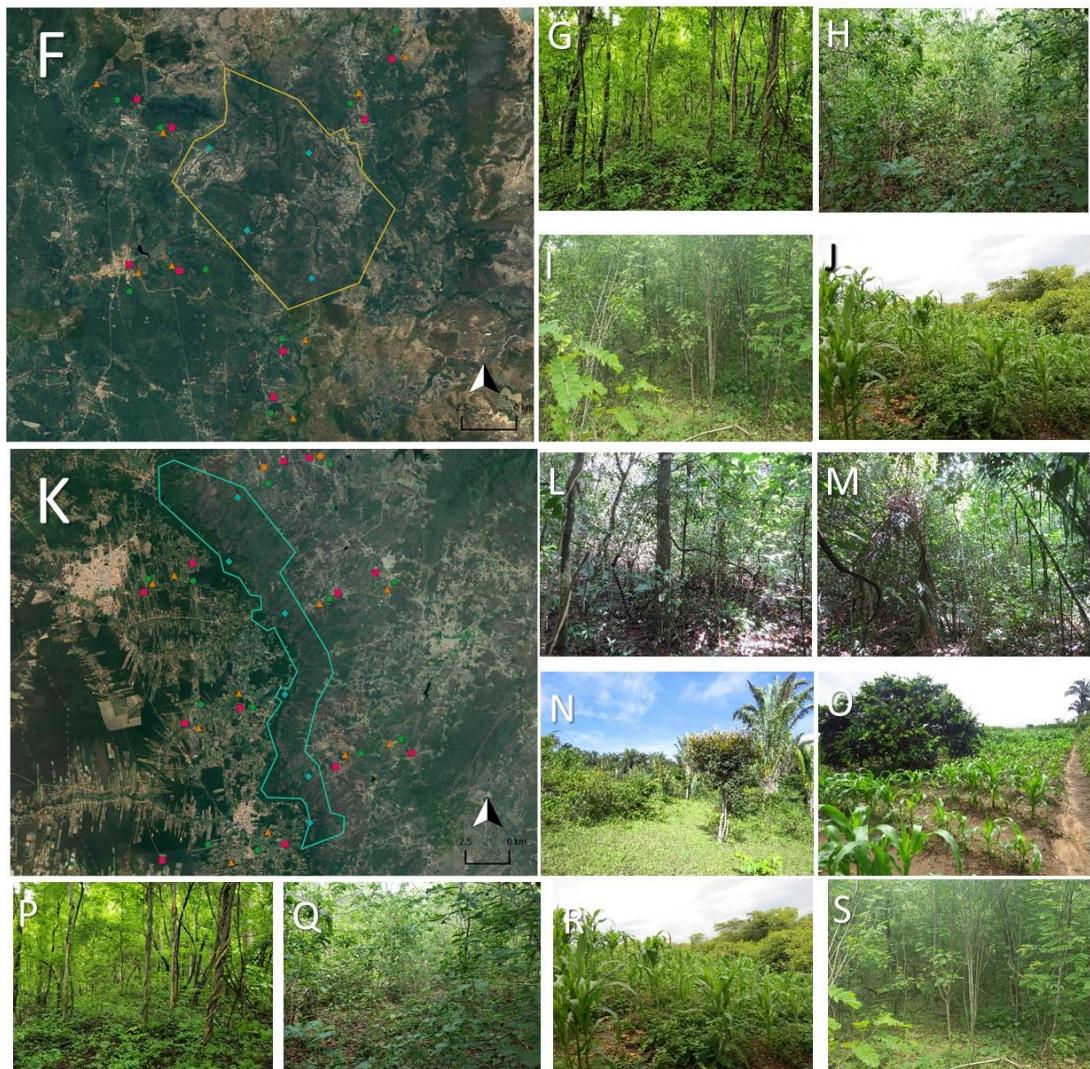


Fig.1 Delineamento amostral (A, F e K), níveis de regeneração da vegetação nativa e áreas agrícolas. Estação Ecológica de Aiuaba (letras A a E), Parque Nacional de Sete Cidades (letras F a J) e Parque Nacional de Ubajara (letras K a S, onde L a O são de Floresta Úmida Relictual e P a S de Caatinga). Vegetação preservada (B, G, L e P), vegetação secundária fechada (C, H, M e Q), Vegetação secundária aberta (D, I, N e R) e área de agricultura (E, J, O e S). Símbolos dos mapas: Vegetação preservada; Círculo verde – vegetação secundária fechada; Triângulo laranja – vegetação secundária aberta; Quadrado rosa – áreas de agricultura.

Estágios de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para agricultura

Os diferentes estágios de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para agricultura foram classificados através de imagens de satélite, levando em consideração o adensamento, coloração e altura da vegetação. O estágio de regeneração diminui da vegetação preservada para a vegetação secundária fechada e vegetação secundária aberta. Áreas de agricultura são

uma classe de uso do solo em que a vegetação natural é retirada e são realizadas plantações (Fig. 1). As áreas de agricultura amostradas na Caatinga e no Cerrado foram compostas, predominantemente, por plantações de milho, milho com feijão e milho com mandioca; e na Floresta Úmida Relictual por milho com feijão e frutíferas (abacate, maracujá, banana, tomate). As áreas de agricultura amostradas na Caatinga e no Cerrado foram abandonadas no período seco, enquanto na Floresta Úmida Relictual foi utilizada a irrigação, e assim mantida a atividade agrícola o ano inteiro. O mapeamento, a classificação dos níveis de regeneração da vegetação e uso do solo e a demarcação dos pontos foram feitos através do software QGIS v 2.18.19 (QGIS Development Team 2019).

Amostragem de lagartos

Realizamos três expedições entre os anos de 2018 e 2020 em cada área de preservação e zonas de entorno, duas no período chuvoso e uma no período seco. Para a busca dos lagartos, permanecemos 60 minutos em cada ponto em cada expedição, exceto em áreas preservadas, que por apresentarem um número inferior de pontos (enquanto áreas de vegetação secundária fechada, vegetação secundária aberta e agricultura apresentam dois pontos por transecto, áreas preservadas apresentam um ponto) foram amostrados por 120 minutos cada (o dobro que os demais níveis de intensificação, de modo a equalizar o esforço amostral em todas as categorias). Em cada ponto nos afastamos das bordas da vegetação pelo menos 50 metros, adentrando na mata, exceto em áreas de agricultura, que por vezes eram pequenos fragmentos. Assim, em áreas de agricultura as bordas também foram amostradas.

Realizamos a coleta de dados durante o período diurno (entre 8 e 17 horas). Utilizamos da busca visual como método de amostragem (Scott et al. 1994). Os animais avistados foram identificados e contabilizados. Levando em consideração a soma de coletores presentes em campo em todos os pontos amostrados, tivemos um esforço total de 290h e 20 min na EEA (Caatinga), 331h 10min no PNSC (Cerrado), 238h e 26 min no PNU (Caatinga) e 250 h e 43 min no PNU (Floresta Úmida Relictual).

Dissimilaridade taxonômica e funcional

Utilizamos o índice de dissimilaridade de Sorensen para identificar mudanças na dissimilaridade taxonômica entre os estágios de regeneração da vegetação e em áreas agrícolas. Este índice leva em consideração a presença e ausência de espécies e pode variar de 0 a 1. Valores próximos de 0 indicam que os locais são mais semelhantes entre si e valores

próximos a 1 indicam que os locais são mais diferentes (dissimilares). Obtivemos os valores do índice de Sorenson a partir da criação de uma matriz de dissimilaridade utilizando o comando *dist.binary* (pacote “ade4”, Dray e Dufour 2007; Borcard et al. 2011).

Para analisar a dissimilaridade funcional, selecionamos traços funcionais relevantes para a história de vida de lagartos. Traços funcionais são características dos organismos associadas à forma como um ecossistema funciona ou opera (Tilman, 2001). Os traços funcionais selecionados foram: o tipo de forrageamento (ativo, senta-e-espera e intermediário), a preferência alimentar (insetos/artrópodes, herbívoro, insetívoro-carnívoro), o hábito (terrestre, arbóreo, arbóreo-terrestre, fossorial/semifossorial, saxícola, generalista), o período de atividade (diurno, noturno), o comprimento rostro-cloacal médio (machos) e o número médio de ovos por ninhada. Obtivemos as informações para cada espécie por consultas à literatura (por exemplo, Vitt et al. 1995; Rodrigues 2003; Andrade et al. 2013). Dados indisponíveis na literatura foram complementados com dados coletados em nossas expedições de campo.

Para acessar a dissimilaridade funcional, utilizamos os dados de traços funcionais para criar uma matriz de dissimilaridade usando o método de Gower, o qual é adequado para classes de dados com mais de um tipo de variável (Borcard et al. 2011) através do comando *vegdist* (pacote “vegan”, Oksanen et al. 2020). Em seguida criamos um fenograma a partir da matriz de dissimilaridade com o comando *hclust*. Em seguida convertemos o objeto da classe “*hclust*” para a classe “*phylo*” através do comando *as.phylo* (pacote “ape”, Paradis et al. 2004) e assim pudemos utilizar o comando *phylosor* para obter as distâncias entre as comunidades. Todos os comandos foram realizados no software R v.4.1.0 (R Core Team 2021).

Análise estatística

Realizamos as análises estatísticas em duas escalas, uma menor (local) e outra maior (regional). Na escala local, a distância máxima entre pontos de amostragem foi de 18,2 Km na Caatinga (PNU), 17,5 Km na Floresta Úmida Relictual (PNU), 18,4 Km no Cerrado (PNSC) e 24,2 Km na Caatinga (EEA). Na escala regional a distância máxima entre pontos foi de 355 Km. Para a análise local, consideramos como unidade amostral a riqueza (quantas espécies foram registradas) e a composição (quais espécies foram registradas) em cada estágio de regeneração da vegetação e áreas agrícolas em cada transecto. Em cada transecto consideramos cada classe de uso do solo como uma unidade amostral, totalizando 16 unidades amostrais nas áreas com quatro transectos e 12 unidades amostrais nas áreas com três transectos. Para a análise regional, consideramos a riqueza e composição encontrada em cada

nível de intensificação do uso do solo de forma geral (quatro níveis de intensificação agrupados nas quatro diferentes áreas, totalizando 16 unidades amostrais).

Para investigar o efeito de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura sobre a dissimilaridade na composição de espécies (diversidade beta) em escala local, utilizamos as áreas preservadas como controle e comparamos a dissimilaridade destas com áreas de vegetação secundária fechada, vegetação secundária aberta e áreas de agricultura em cada localidade. Para analisar estatisticamente as diferenças entre dissimilaridade de espécies e mudanças no estágio de regeneração da vegetação e uso agrícola do solo, utilizamos beta regressões que são apropriadas para dados de proporções, como é o caso de nossos índices de dissimilaridade, utilizando o comando *betareg* (pacote “*betareg*”, Cribari-Neto e Zeileis 2010). Para investigar se mudanças no estágio de regeneração e uso para a agricultura em escala regional causam homogeneização biótica, agrupamos as áreas de um mesmo nível entre os diferentes locais de estudo (Caatinga - PNU, Caatinga - EEA, Cerrado e Floresta Úmida Relictual) e utilizamos de beta regressões para realizar as comparações.

Para investigar o efeito de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para a agricultura sobre a riqueza de espécies em ambas as escalas, utilizamos de modelos lineares generalizados (GLM's) com distribuição quasipoisson, adequada para dados de contagem e quando há superdispersão dos dados (Gabriella et al. 2019). O efeito de mudanças no estágio de regeneração da vegetação e no uso do solo para a agricultura na riqueza foram previamente publicados para áreas de Cerrado e Floresta Úmida Relictual em Brasileiro et al. (2022, em revisão). Para todos os testes, atribuímos o nível de significância $\alpha = 0.05$. Todas as análises foram realizadas no R v.3.4.3 (R Core Team 2021).

Resultados

Efeitos de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura sobre a riqueza de espécies

Em escala local, encontramos taxocenoses de lagartos mais pobres em espécies em áreas de agricultura em uma das áreas de Caatinga (EEA). Ao contrário, encontramos taxocenoses mais ricas em espécies em áreas de agricultura na Floresta Úmida Relictual (Brasileiro et al. 2022, em revisão e Tabela 1 deste artigo). Na outra área de Caatinga (PNU) e no Cerrado (Brasileiro et al. 2022, em revisão e Tabela 1 deste artigo) não registramos diferenças. Em escala regional, não identificamos diferença na riqueza de espécies com as

mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura (Tabela 1), corroborando nossa hipótese de ausência de mudança na riqueza de espécies com as alterações na vegetação em escala regional. A riqueza geral de espécies, entretanto, foi inferior em áreas de agricultura (15 espécies) em relação às demais classes de uso do solo (19 espécies em áreas preservadas, 20 em áreas de vegetação secundária fechada e 18 em áreas de vegetação secundária aberta).

Efeitos de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura na dissimilaridade taxonômica e funcional

Em escala local, identificamos diferenças na dissimilaridade taxonômica nas duas áreas de Caatinga entre áreas preservadas e de agricultura (Figs. 2A e 2C, Tabela 1). Não identificamos diferenças na dissimilaridade funcional (Figs. 2B e 2D, Tabela 1). No Cerrado não registramos diferenças na dissimilaridade taxonômica e funcional com mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para agricultura (Figs. 2E e 2F, Tabela 1). Na Floresta Úmida Relictual identificamos diferenças na dissimilaridade taxonômica e funcional entre áreas preservada e todas as demais categorias (Figs. 2G e 2H, Tabela 1), corroborando nossa hipótese de que as mudanças na dissimilaridade seriam mais intensas nesse tipo de vegetação (lista completa de espécies disponível em: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.20565114.v2>).

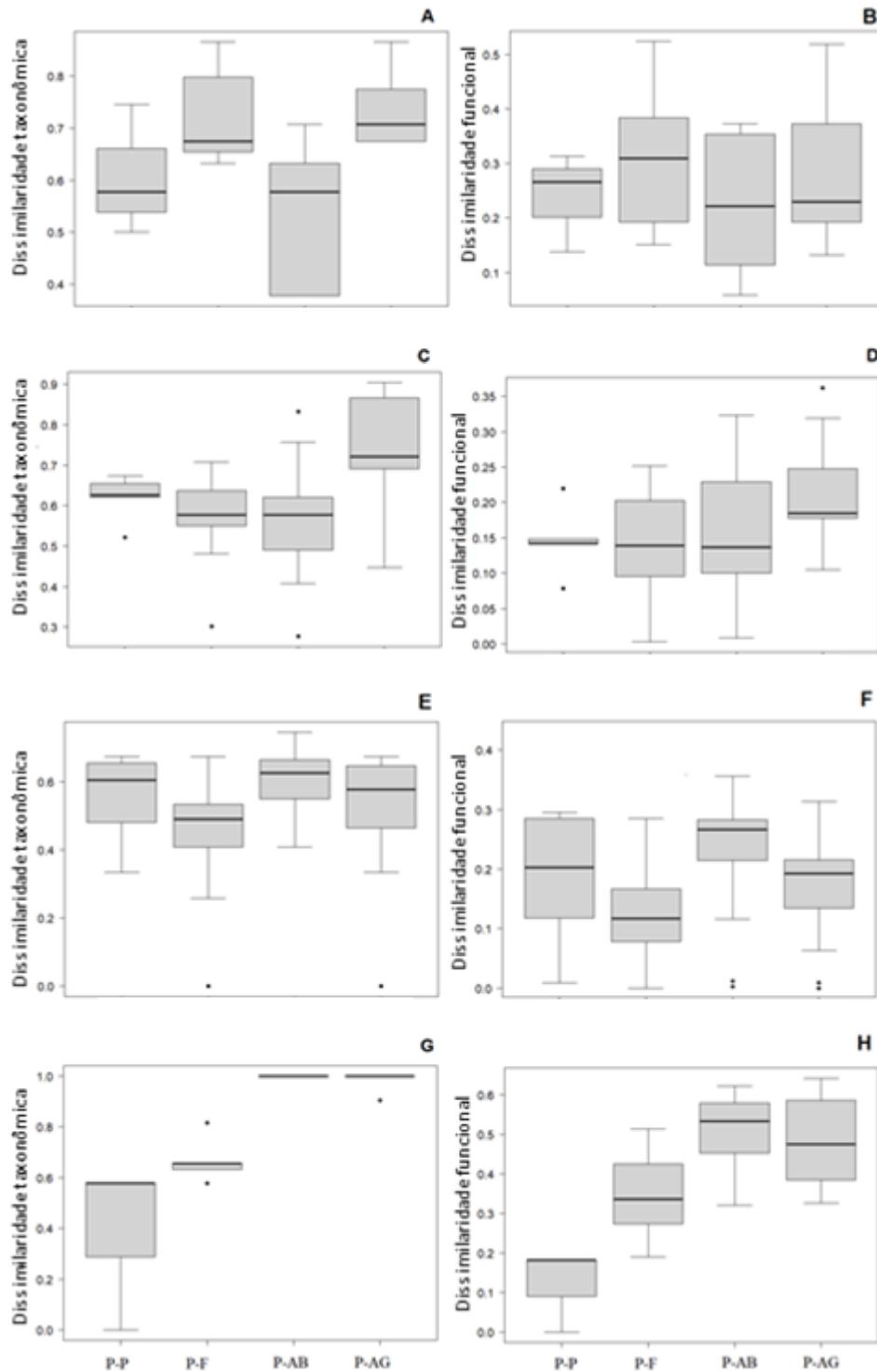


Fig. 2. Boxplots para valores de dissimilaridade taxonômica (A, C, E e G) e funcional (B, D, F e H) associado aos diferentes estágios de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura na Caatinga - PNU (A e B), Caatinga - EEA (C e D), Cerrado (E e F) e Floresta Úmida Relictual (G e H). P-P – vegetação preservada *vs* vegetação preservada, P-F – vegetação preservada *vs* vegetações secundária fechada, P-AB – vegetação preservada *vs* vegetação secundária aberta, P-AG – vegetação preservada *vs* áreas de agricultura.

Tabela 1. Resultado das análises de dissimilaridade taxonômica e funcional (escala local) e homogeneização biótica (escala regional) entre os diferentes estágios de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura nas diferentes áreas de estudo. Est – estimativa, PNU – Parque Nacional de Ubajara, EEA – Estação Ecológica de Aiuaba, Diss – Dissimilaridade, PR – áreas preservadas, VSF – vegetação secundária fechada, VSA – vegetação secundária aberta, AG – áreas de agricultura. Dados de riqueza para Cerrado e Floresta Úmida Relictual foram obtidos de Brasileiro et al. (2022, em revisão).

Métricas	Caatinga (PNU)			Caatinga (EEA)			Cerrado			Floresta Úmida			Análise geral		
	Est	t/z	p	Est	t/z	p	Est	t/z	P	Est	t/z	p	Est	t/z	p
DISS. TAXONÔMICA															
PR vs. VSF	0,46	1,75	0,08	-0,17	-0,75	0,45	-0,58	-1,47	0,14	1,84	4,06	<0,001	-0,76	-1,73	0,08
PR vs. VSA	-0,27	-0,99	0,32	-0,19	-0,80	0,42	0,16	0,39	0,69	4,26	7,51	<0,001	-1,10	-2,53	0,01
PR vs. AG	0,55	2,04	0,04	0,61	2,51	0,01	-0,32	-0,80	0,42	4,05	7,43	<0,001	-1,51	-3,42	0,004
DISS. FUNCIONAL															
PR vs. VSF	0,27	0,69	0,49	-0,16	-0,53	0,59	-0,66	-1,83	0,06	1,61	3,61	<0,001	-0,22	-0,67	0,50
PR vs. VSA	-0,18	-0,42	0,68	-0,13	0,44	0,66	0,11	0,14	0,74	2,27	5,13	<0,001	-0,16	-0,50	0,62
PR vs. AG	0,16	0,42	0,67	0,36	1,26	0,21	-0,40	-1,15	0,25	2,21	5,01	<0,001	-0,18	-0,54	0,59
RIQUEZA															
PR vs. VSF	0,06	0,32	0,75	0,11	0,86	0,38	1,226e-01	0,82	0,42	0,44	1,49	0,17	0,15	0,76	0,46
PR vs. VSA	-0,15	-0,67	0,52	0,22	1,73	0,1	-7,271e-15	0	1,0	0,36	1,42	0,25	0,09	0,46	0,65
PR vs. AG	0,33	1,48	0,18	-0,53	-3,42	0,005	0,55	0,55	0,57	0,69	1,26	0,03	0,18	0,90	0,38

Efeitos de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura na homogeneização biótica

Em escala regional, encontramos homogeneização taxonômica (Fig. 3A, 3C, Tabela 1) entre áreas preservadas e áreas de agricultura e de vegetação secundária aberta, corroborando nossa hipótese de homogeneização em estágios mais precoces de regeneração da vegetação e áreas de agricultura. Ao contrário de nossas expectativas, não identificamos homogeneização funcional (Fig. 3B, Tabela 1).

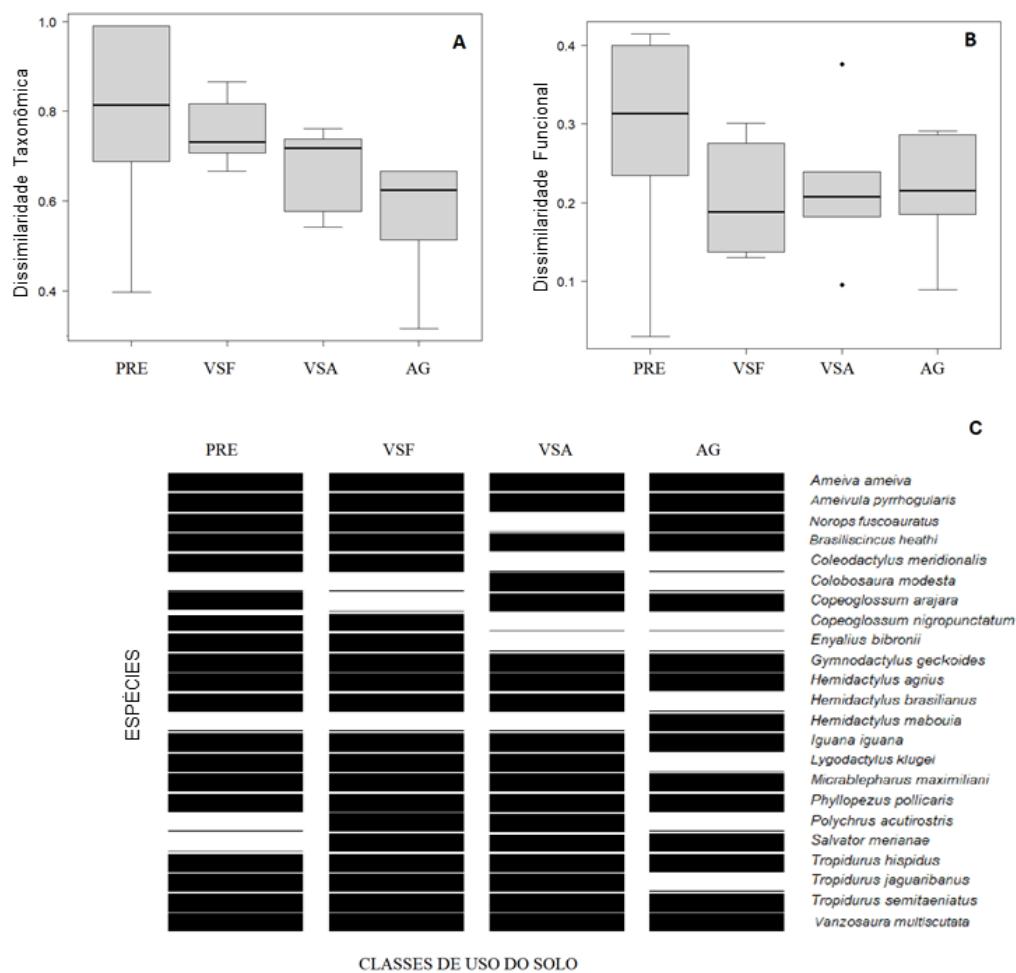


Fig. 3. Boxplots para valores de dissimilaridade taxonômica (A) e funcional (B) em relação aos estágios de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura a nível regional e espécies presentes (retângulos pretos) e ausentes (linhas) em cada categoria (C). PRE – vegetação preservada, VSF – vegetação secundária fechada, VSA – vegetação secundária fechada, AG – áreas de agricultura;

Discussão

O efeito de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura na riqueza de espécies

Em escala local, a riqueza de espécies diminuiu em áreas de agricultura em uma das áreas de Caatinga (EEA) e aumentou na Floresta Úmida Relictual. Mudanças na estrutura do habitat podem influenciar na distribuição e sobrevivência de lagartos (e.g. Sutton et al. 2014; Coseney et al. 2019). Entretanto, algumas espécies podem ser mais afetadas que outras diante de alterações do ambiente natural (Glor et al. 2001). Nesse estudo, na Caatinga e no Cerrado muitas espécies tolerantes estavam presentes tanto em áreas preservada como em áreas altamente alteradas, tais como *Ameivula pyrrhogularis*, *Ameiva ameiva*, *Brasiliscincus heathi* e *Salvator merianae*, mas outras desapareceram. A perda de espécies na Caatinga pode refletir, por exemplo, a perda de recursos. Geckonídeos como *Lygodactylus klugei* e *Hemidactylus brasiliensis* utilizam árvores como microhabitat preferencial (Rodrigues 2003; Andrade et al. 2013; Menezes et al. 2013; Gonçalves-Sousa et al. 2019). A presença de árvores é um recurso essencial para espécies arborícolas e sua perda, associada a mudanças nas condições ambientais pode levar a um importante declínio deste grupo (Scott et al. 2006). Deste modo, esta limitação pode ser um dos fatores que contribuíram para a redução do número de espécies em áreas de agricultura na Caatinga.

Muitas das espécies presentes no interior das Florestas Úmidas Relictuais não estão presentes em áreas de Caatinga, que as margeiam (Mesquita et al. 2017; Uchôa et al. 2022), algumas sendo típicas deste tipo de vegetação como *Enyalius bibronii* (Gogliath et al. 2010) ou que sobrevivem neste ambiente de forma relictual como *Copeoglossum nigropunctatum* (Ribeiro-Júnior e Amaral 2016) e *Norops fuscoauratus* (Ribeiro-Júnior 2015). A perda dos habitats naturais nas áreas estudadas levou à substituição de algumas espécies endêmicas e relictuais, por espécies comuns e amplamente distribuídas (e.g. *Tropidurus hispidus*, *A. pyrrhogularis* e *A. ameiva*), associado, entretanto, a um aumento na riqueza de espécies em áreas mais antropizadas. Áreas de vegetação secundária fechada apresentaram uma composição que mescla espécies florestais e de áreas abertas, sem uma perda acentuada. O mesmo padrão foi observado para lagartos em uma área de Floresta Atlântica, devido a fragmentação florestal (Almeida-Gomes e Rocha 2014). Para aves em uma região de Floresta Tropical Montana, cerca de 66% das espécies eram compartilhadas entre áreas de vegetação primária e secundária, valor superior se comparado a áreas onde a vegetação era mais

degrada. Deste modo, assim como os demais estudos apresentados, registramos uma mudança em geral gradual na identidade das espécies com mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para agricultura na Floresta Úmida Relictual.

Na Floresta Úmida Relictual houve um aumento da riqueza com o uso do solo para a agricultura. Apesar deste aumento, a repetição desse padrão em escalas maiores pode levar ao processo de homogeneização biótica (e.g. Arnan et al. 2020), visto que as espécies generalistas e de áreas abertas podem passar a se repetir, mesmo em diferentes ambientes (Karp et al. 2012). Consequentemente, não detectamos mudança na riqueza de espécies em estágios precoce de regeneração (vegetação secundária fechada) e com o uso do solo para agricultura em escala regional. Entretanto, quando observamos a riqueza geral de cada categoria, áreas preservadas apresentaram 19 espécies de lagartos, enquanto áreas de agricultura apresentaram 15 espécies, o que sugere que mesmo com ausência de mudança no número de espécies, estas tendem a se repetir com mais frequência em áreas agrícolas.

O efeito de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura na dissimilaridade taxonômica e funcional

Em escala local, a dissimilaridade taxonômica apresentou mudanças em áreas de agricultura na Caatinga, o que demonstra mudanças na composição de espécies com o uso do solo para agricultura. Nestas áreas não registramos a presença de espécies como *L. klugei*, *H. brasiliensis* e *Coleodactylus meridionalis*. *Lygodactylus klugei*, apesar de ser considerado generalista de habitat por estar presente em diferentes tipos de formações vegetais é estritamente arborícola, sendo considerado um especialista nesse microhabitat (Andrade et al. 2013). *Coleodactylus meridionalis* é um lagarto tipicamente florestal e utiliza a serrapilheira como microhabitat predominante (Silva et al. 2015). Nas áreas de agricultura também registramos uma espécie invasora, a qual contribui para o aumento da dissimilaridade taxonômica entre áreas agrícolas e áreas de vegetação preservada. *Hemidactylus mabouia* é uma espécie advinda da África e está associada principalmente a áreas urbanizadas no Brasil, sendo comum em residências (Anjos e Rocha 2008; Sousa et al. 2017). Em áreas naturais a espécie é beneficiada pela remoção da vegetação nativa (Oliveira et al. 2016).

A dissimilaridade taxonômica na Floresta Úmida Relictual mudou mais intensamente que nos outros tipos de vegetação, pois ocorreu mesmo em áreas de vegetação secundária

fechada, um estágio de renegeração da vegetação mais tardio, enquanto que nas demais áreas de estudo ocorreu apenas em áreas de agricultura, exceto no Cerrado, onde não houve mudanças. Lagartos que vivem no interior de Florestas Úmidas Tropicais podem não conseguir sobreviver em áreas abertas (Vitt 1998), devido, por exemplo, sensibilidade a mudanças na temperatura (Huey et al. 2009; Diele-Viegas et al. 2019) e na disponibilidade de microhabitat (Garda et al. 2013). Assim, espécies como *C. meridionalis*, *C. nigropunctatum* e *E. bibrornii* foram substituídas em áreas de vegetação secundária aberta e agricultura, ou adicionadas à presença de espécies tolerantes em áreas de vegetação secundária fechada (lista completa de espécies disponível em: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.20565114.v2>), o que refletiu em um ganho superior de espécies em relação às perdas, levando a uma maior diferenciação biótica. A diferenciação biótica trata-se da diferença na similaridade de espécies entre sítios e tem sido reconhecida cada vez mais como um dos possíveis resultados de impactos ambientais (Socolar et al. 2016). Deste modo, o que inicialmente aparenta ser alta variação de espécies, pode esconder efeitos da degradação dos habitats naturais (Liu et al. 2020).

Em ambientes sujeitos a alterações ambientais e ciclos de perturbação frequentes é esperado que os organismos apresentem traços característicos quanto a tolerância às modificações ambientais (Betts et al. 2019). A Caatinga apresenta irregularidade de chuvas e elevada evapotranspiração (Prado 2003; Andrade et al. 2017) e o Cerrado, regime de fogo (Pivello 2011). Deste modo, espera-se que espécies destes ambientes sejam tolerantes a estas modificações ambientais. Para a flora, isso é evidente na perda das folhas de grande parte das árvores e arbustos (Prado 2003) e à presença de árvores com cascas grossas e brotação de raízes no Cerrado (Simon e Pennington 2012). Já na Floresta Úmida Relictual ocorrem temperaturas mais amenas e menor disponibilidade de luz direta em seu interior (Vitt 1998). Para os lagartos, ambientes com reduzida disponibilidade de luz direta, como o interior de florestas úmidas, possibilita a ocorrência de espécies adaptadas a esse microclima (umbrófilas), mas não beneficia a existência de outras que necessitam ou toleram temperaturas mais elevadas (heliófilas) (Vitt 1998; Diele-Viegas et al. 2018). Espécies encontradas em áreas naturais da Caatinga e do Cerrado, por exemplo, conseguem sobreviver mais frequentemente a ambientes abertos, e por vezes também antropizados, como *A. ameiva* (Sartorius et al. 1999), *A. pyrrhogularis* (Brasileiro et al. 2022, em revisão), *T. hispidus* (Andrade et al. 2019) e *S. merianae* (Klug et al. 2015). No geral, espécies presentes em áreas preservadas da Floresta Úmida Relictual foram mais sensíveis à alteração da vegetação

natural do que espécies presentes em áreas preservadas da Caatinga e Cerrado, o que pode ser suportado pela elevada dissimilaridade taxonômica encontrada na Floresta Úmida Relictual.

A ausência de mudança na dissimilaridade funcional na Caatinga, assim como no Cerrado sugere que mesmo após o distúrbio, muitas das características funcionais ainda são mantidas, o que pode ser um reflexo, por exemplo, da redundância funcional, que ocorre quando mais de uma espécie desempenha a mesma função, e a perda de uma delas não reflete em perda funcional (Fonseca e Ganade 2001). Além disso, a escolha de traços funcionais pode ser um fator importante na influência ou não da observação de padrões (Petchey e Gaston 2006). Os traços aqui selecionados mostraram-se eficientes em registrar o efeito de mudanças ambientais em trabalhos anteriores (Berriozabal-Islas et al. 2017; Gonçalves-Sousa et al. 2022). Cabe avaliar, entretanto, se os mesmos traços são eficientes para diferentes locais ou tipos de vegetação.

Na Floresta Úmida Relictual, a substituição de espécies foi acompanhada de mudanças nas características funcionais. Alterações concomitantes na dissimilaridade taxonômica e funcional associadas ao aumento da intensificação do uso do solo também foram observadas em outra área de Floresta densa (e.g. efeito da plantação de eucaliptos em formigas na Floresta Atlântica, Martello et al. 2018), entretanto, um padrão mais acentuado de mudança na diversidade taxonômica que na diversidade funcional também já foi registrado (e.g. efeito de diferentes níveis de modificação antropogênica no uso do solo em aves em uma área de Floresta Tropical Montana, Rurangwa et al. 2021), demonstrando que os padrões de mudança com o distúrbio podem variar. Apesar da mudança na dissimilaridade funcional neste estudo, não houve mudanças para as métricas de riqueza funcional (FRic), equitabilidade funcional (FEve) e divergência funcional (FDiv) nas áreas estudadas (Brasileiro et al. 2022, em revisão). A comparação da similaridade na composição de espécies (diversidade beta) realizada neste estudo detectou diferenças que os índices de diversidade investigados anteriormente não foram capazes de detectar (ver padrão similar em Sharma et al. 2020), reforçando a necessidade de se analisar mudanças na diversidade sobre diferentes perspectivas (Lososová et al. 2016).

O efeito de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura na homogeneização biótica

Em escala regional, detectamos homogeneização taxonômica (em áreas de agricultura e de vegetação secundária aberta), mas não funcional. Os efeitos de mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para a agricultura contribuindo para a homogeneização taxonômica sugerem que espécies capazes de sobreviver e se estabelecer em áreas com níveis mais elevados de distúrbio tendem a se repetir (Dar e Reshi 2014), e que áreas preservadas de diferentes tipos de vegetação podem comportar uma maior diversidade de espécies devido, por exemplo, à heterogeneidade ambiental (Stein et al. 2014). É possível que a heterogeneidade ambiental diminua em áreas de agricultura, as quais podem apresentar características mais semelhantes entre os diferentes locais (Karp et al. 2012). Nestas mesmas taxocenoses, entretanto, foram registradas mudanças em aspectos como equitabilidade e equitabilidade funcional com mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso para agricultura (Brasileiro et al. 2022, em revisão), o que sugere uma redução de resiliência a impactos ambientais em áreas mais antropizadas (Ding et al. 2013; Fonseca e Ganade 2001). Trabalhos sobre o efeito da intensificação do uso do solo na herpetofauna do domínio Caatinga são escassos (ver Brasileiro et al. 2022, em revisão). Deste modo este trabalho é pioneiro em prever a homogeneização biótica em lagartos da região.

Outro aspecto que pode influenciar a ausência de mudanças na dissimilaridade funcional em conjunto com a dissimilaridade taxonômica é a redundância funcional (Sonnier et al. 2014). Se existe redundância nas áreas mais preservadas e espécies são perdidas, a mudança na composição de espécies pode ser sentida na diversidade taxonômica, mas não na diversidade funcional (Laliberté et al. 2010). Entretanto, a redundância funcional pode ser diminuída em ambientes mais extremos (Robinson et al. 2022) e esta perda pode influenciar negativamente a estabilidade do ecossistema (Walker 1995). Vale salientar, entretanto, que a escolha de traços funcionais também pode influenciar a exclusividade das espécies, e assim sua diversidade e redundância funcional. Deste modo, é importante levar este ponto em consideração quando da interpretação de resultados acerca desta faceta da diversidade (Fonseca e Ganade 2001).

Além disso, dependendo do tipo de distúrbio, alguns grupos de lagartos podem ser mais afetados que outros. Gekkota, por exemplo, são menos afetados pelo aquecimento global, por serem predominantemente noturnos (Diele-Viegas et al. 2020). Em áreas de pastoreio de gado, onde árvores não são derrubadas, espécies de lagartos arborícolas tendem a ser menos prejudicadas que espécies de serrapilheira (Neilly et al. 2017), reiterando a importância que a presença de árvores possui para espécies arborícolas, como identificado nesse estudo. Dentre

as espécies encontradas neste estudo, *T. hispidus* responde positivamente à urbanização (Andrade et al. 2019) e *A. pyrrhogularis* aumenta em abundância em áreas de agricultura (Brasileiro et al. 2022 em revisão). Deste modo, uma avaliação mais refinada levando em consideração grupos funcionais ou espécies pode nos trazer respostas mais claras de como os lagartos respondem a alterações ambientais.

Conclusão

A nível local, a riqueza de espécies sofreu redução em áreas de agricultura na Caatinga e aumento em áreas de agricultura na Floresta Úmida Relictual, o que demonstra que áreas distintas podem apresentar diferentes padrões de perda ou ganho de espécies e ambos podem ser levados em consideração como efeitos negativos do uso do solo, o que pode ser suportado pela substituição de espécies e por suas características ecológicas. A nível regional, não registramos mudança na riqueza de espécies das taxocenoses estudadas com a mudança no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para agricultura. Apesar de não haver mudanças na riqueza, o valor absoluto de espécies encontrados em cada nível sugere que um número maior de espécies tende a se repetir em áreas de agricultura, sugerindo homogeneização biótica, o que é suportado pela redução na dissimilaridade taxonômica regional encontrada neste estudo.

Em escala local, a Floresta Úmida Relictual apresentou as mais intensas modificações quanto à dissimilaridade taxonômica e funcional, o que se deve provavelmente a espécies menos tolerantes às mudanças antropogênicas nessa formação vegetal e à colonização de áreas mais intensamente degradadas por espécies distintas às das áreas preservadas. Apesar de menos intensamente, a Caatinga também apresentou mudanças na dissimilaridade taxonômica entre áreas preservadas e áreas de agricultura, o que sugere que mesmo nesse ambiente, onde muitas espécies são adaptadas a alterações ambientais mais frequentes, nem todas conseguem sobreviver ou são beneficiados com a conversão da vegetação nativa em áreas de agricultura.

A nível regional, identificamos homogeneização taxonômica, mas não funcional. Aspectos como composição próxima entre áreas preservadas e de agricultura em ambientes naturalmente mais abertos na Caatinga e no Cerrado e a possibilidade de existir redundância funcional nas taxocenoses podem ajudar a explicar a ausência de homogeneização funcional. Esta ausência, entretanto, não significa necessariamente que as taxocenoses em áreas mais

degradadas sejam tão resilientes quanto as de áreas preservadas, visto que aspectos como redução da equitabilidade, equitabilidade funcional (anteriormente identificada para estas áreas de estudo, Brasileiro et al. 2022, em revisão) e redundância funcional (Biggs et al. 2020) podem torná-las mais sensíveis a mudanças ambientais.

Conflito de interesse

Os autores declaram não haver conflito de interesse.

Contribuição dos autores

ACB, JGG-S e RWA coletaram os dados. ACB e JGG-S realizaram as análises estatísticas e analisaram os dados. ACB, JGG-S e RWA escreveram o artigo. RWA revisou o artigo e supervisionou todas as etapas para sua produção.

ORCID

Ana C. Brasileiro <https://orcid.org/0000-0002-5929-941X>

José G. Gonçalves-Sousa <https://orcid.org/0000-0003-1434-1554>

Robson W. Ávila <http://orcid.org/0000-0003-3641-8321>

Agradecimentos

Agradecemos aos gestores e funcionários das unidades de conservação Estação Ecológica de Aiuba, Parque Nacional de Sete Cidades e Parque Nacional de Ubajara pelo suporte logístico. Agradecemos aos membros dos laboratórios de Herpetologia da Universidade Estadual Vale do Acaraú (CHUVA), da Universidade Federal do Ceará (NUROF) e do antigo laboratório de herpetologia da URCA pelo suporte na coleta de dados. AC Brasileiro conta com o suporte financeiro para as coletas de campo do Instituto Humanize em parceria com o Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (FUNBIO) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) pelo provimento de bolsa de estudo. RWA teve suporte do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Proc. 305988/2018-2; 307722/2021-0). CAPES, CNPq e FUNCAP financiaram o projeto “Conservação da biodiversidade em nível de paisagem: mudanças climáticas e distúrbios antropogênicos” (CNPQ / ICMBIO / FAPs nº 18/2017 - process nº 421350 / 2017-2) e contribuíram para as primeiras coletas de campo deste trabalho.

Referências

- Almeida-Gomes, M. & Rocha, C. F. D. (2014). Diversity and distribution of lizards in fragmented Atlantic Forest landscape in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 48, 423–429. <https://doi.org/10.1670/12-187>
- Andrade, A. C. (2019). Metropolitan lizards? Urbanization gradient and the density of lagartixas (*Tropidurus hispidus*) in a tropical city. *Ecology and Evolution*, 00, 1–11. <https://doi.org/10.1002/ece3.5518>
- Andrade, E. M., Aquino, D. N., Chaves, L. C. G. & Lopes, F. B. (2017). Water as capital and its uses in the Caatinga. In J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* (pp. 281–302). Cham, Germany. Springer.
- Andrade, M. J. M., Sales, R. F. D. & Freire E. M. X. (2013). Ecology and diversity of a lizard community in the semiarid region of Brazil. *Biota Neotropica*, 13, 199–209. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000300023>
- Anjos, L. A. & Rocha, C. F. D. (2008). The *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonne's 1818 (Gekkonidae) lizard: an invasive alien species broadly distributed in Brazil. *Natureza & Conservação*, 6, 196–207.
- Antón-Pardo, M. (2021). The map of biodiversity: From local to global scales. *Mètode Science Studies Journal*, 9, 83–89. <https://doi.org/10.7203/metode.9.11333>
- Araujo, H. F. P. & Da Silva, J. M. C. The avifauna of the Caatinga: biogeography, ecology, and conservation. In J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* (pp. 181–210). Cham, Germany. Springer.
- Arman, X., Cerdá, X. & Rodrigo, A. (2020). Do Forest Fires Make Biotic Communities Homogeneous or Heterogeneous? Patterns of Taxonomic, Functional, and Phylogenetic Ant Beta Diversity at Local and Regional Landscape Scales. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 67. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00067>
- Bell, K. E. & Donnelly, M. A. (2006). Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology*, 20, 1750–1760. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00522.x>
- Berriozabal-Islas, C., Badillo-Saldaña, L. M., Ramírez-Bautista, A. & Moreno, C. E. (2017). Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the pacific coast of Mexico. *Tropical Conservation Science*, 10, 1–11. <https://doi.org/10.1177/1940082917704972>

- Betts, M.G., Wolf, C., Pfeifer, M., Banks-Leite, C., Arroyo-Rodríguez, V., Ribeiro, B. D. Barlow, J., Eigenbrod, F., Faria, D. & Ewers, R.M. (2019). Extinction filters mediate the global effects of habitat fragmentation on animals. *Science*, 366, 1236–1239. <https://doi.org/10.1126/science.aax9387>
- Biggs, C. R., Yeager, L. A., Bolser, D. G., Bonsell, C., Dichiera, A. M., Hou, Z., ... Erisman, B. E. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, 11. doi:10.1002/ecs2.3184
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011). Spatial analysis of ecological data. In D. Borcard, F. Gillet & P. Legendre (Eds.), *Numerical ecology with R* (pp. 227-229) New York, EUA. Springer.
- Brasileiro, A. C., Gonçalves-Sousa, J. G. & Ávila, R. W. (2022). The effect of land use intensification on lizard taxonomic and functional diversity between different vegetation types in Caatinga domain, Brazil (em revisão). *Austral ecology*.
- Castro, D. P., Rodrigues, J. F. M., Borges-Leite, M. J., Lima, D. C. & Borges-Nojosa, D. M. (2019). Anuran diversity indicates that Caatinga relictual Neotropical forests are more related to the Atlantic Forest than to the Amazon. *PeerJ*, 6, e6208. <https://doi.org/10.7717/peerj.6208>
- Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, S109-S122. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[109:PSOFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[109:PSOFP]2.0.CO;2)
- Chase, J. M., McGill, B. J., Thompson, P. L., Antão, L. H., Bates, A. E., Blowes, S. A., ... O'Connor, M. (2019). Species richness change across spatial scales. *Oikos*, 128, 1079–1091. <https://doi.org/10.1111/oik.05968>
- Conde, C. F. & Rocha, V. F. D. (2006). Habitat Disturbance and Small Mammal Richness and Diversity in an Atlantic Rainforest Area in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66, 983–990. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000600005>
- Cosendey, B. N., Rocha, C. F. D. & Menezes, V. A. (2019). Habitat structure and their influence in lizard's presence. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 59, 1–10. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2019.59.59>
- Cribari-Neto, F. & Zeileis, A. (2010). Beta Regression in R. *Journal of Statistical Software*, 34, 1–24. <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i02>

- Dar, P. A. & Reshi, Z. A. (2014). Components, processes and consequences of biotic homogenization: a review. *Contemporary Problems of Ecology*, 7, 123–136. doi:10.1134/S1995425514020103
- Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117, 507–514. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x>
- Diele-Viegas, L. M., Figueroa, R. T., Vilela, B. & Rocha, C. F. D. (2020). Are reptiles toast? A worldwide evaluation of Lepidosauria vulnerability to climate change. *Climatic Change*, 159, 581–599. <https://doi.org/10.1007/s10584-020-02687-5>
- 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-da-Silva, E. & Ávila-Pires, T. C. S. (2018). Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PLoS One*, 13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192834>
- Diele-Viegas, L. M., Werneck, F. P. & Rocha, C. F. D. 2019. Climate change effects on population dynamics of three species of Amazonian lizards. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 236, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.110530>
- Ding, Z., Feeley, K. J., Wang, Y., Pakeman, R. J. & Ding, P. (2013). Patterns of bird functional diversity on land-bridge isle fragments. *Journal of Animal Ecology*, 82, 781–790. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12046>
- Dray, S. & Dufour, A. (2007). The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Finderup Nielsen, T., Sand-Jensen, K., Dornelas, M. & Bruun, H. H. More is less: net gain in species richness, but biotic homogenization over 140 years. *Ecol. Lett.* 22, 1650–1657 (2019).
- Finderup Nielsen, T., Sand-Jensen, K., Dornelas, M. & Bruun, H. H. (2019). More is less: Net gain in species richness, but biotic homogenization over 140 years. *Ecology Letters*, 22, 1650–1657. <https://doi.org/10.1111/ele.13361>
- Fonseca, C. R. & Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89, 118–125. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00528.x>

- Gabriella, A., Abdulla, S. & Soemartojo, S. M. (2019). Comparison of Poisson and Quasi-Poisson Regression: A Simulation study. *Proceeding of ICSA*, 1–8. <https://doi.org/10.1890/07-0043.1>
- Garda, A. A., Stein, M. G., Machado, R. B., Lion, M. B., Juncá, F. A. & Napoli, M. F. (2017). Ecology, Biogeography, and Conservation of Amphibians of the Caatinga. In J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* (pp. 133–149). Cham, Germany. Springer.
- Garda, A. A., Wiederhecker, H. C., Gainsbury, A. M., Costa, G. C., Pyron, R. A., C. Vieira, G. H., Werneck, F. P. & Colli, G. R. (2013). Microhabitat variation explains local-scale distribution of terrestrial Amazonian lizards in Rondonia, Western Brazil. *-ca*, 45, 245–252. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00906.x>
- Glor, R. E., Vitt, L. J. & Larson, A. (2001). A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizards. *Molecular Ecology*, 10, 2661–2668. doi: 10.1046/j.0962-1083.2001.01393.x
- Gogliath, M., Ribeiro, L. B. & Freire, E. M. X. (2010). Reptilia, Squamata, Leiosauridae, *Enyalius bibronii* Boulenger, 1885: Distribution extension and geographic distribution map. *Check List*, 6, 652–654. <https://doi.org/10.15560/6.4.652>
- Gonçalves-Sousa, J. G., Fraga, R., Menezes, B. S., Mesquita, D. O. & Ávila, R. W. (2022). Riverine barrier and aridity effects on taxonomic, phylogenetic and functional diversities of lizard assemblages from a semi-arid region. *Journal of Biogeography*, 49, 1021–1033. <https://doi.org/10.1111/jbi.14356>
- Gonçalves-Sousa, J. G., Mesquita, D. O. & Ávila, R. W. (2019). Structure of a lizard assemblage in a semiarid habitat of the Brazilian Caatinga. *Herpetologica*, 75, 301–314. <https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-19-00026.1>
- Gossner, M. M., Lewinsohn, T. M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., ... Allan, E. (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540, 266. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Hammond, M. E., Pokorný, R., Okae-Anti, D., Gyedu, A. & Obeng, I. O. (2021). The composition and diversity of natural regeneration tree species in gaps under different intensities of forest disturbances. *Journal of Forest Research*, 32, 1843–1853. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01269-6>

- Hartley, S., & Kunin, W. E. (2003). Scale dependency of rarity, extinction risk, and conservation priority. *Conservation Biology*, 17, 1559–1570. <https://www.jstor.org/stable/3588904>
- Hautier, Y., Isbell, F., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Harpole, W. S., Lind, E. M. & Hector, A. (2017). Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 50–56. doi:10.1038/s41559-017-0395-0
- Hewitt, J., Trush, S., Lohrer, A. & Townsend, M. A. (2010). A latent threat to biodiversity: Consequences of small-scale heterogeneity loss. *Biodiversity and Conservation*, 19, 1315–1323. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9763-7>
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Perez, H. J. A. & Garland, T. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 276, 1939–1948. DOI: 10.1098/rspb.2008.1957
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. Perfil básico Municipal – Aiuba 2017. Available from http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Aiuba.pFD Accessed [22 October 2019].
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. Perfil básico Municipal – Frecheirinha 2017. Available from http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Frecheirinha.pFD Accessed [22 October 2019].
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. Perfil básico Municipal – Ubajara 2017. Available from http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Ubajara.pFD Accessed [22 October 2019].
- Jared, C., Mailho-Fontana, P. L., Mendelson, J. & Antoniazzi, M. M. (2020). Life history of frogs of the Brazilian semi-arid (Caatinga), with emphasis in aestivation. *Acta Zoologica*, 101, 302–310. <https://doi.org/10.1111/azo.12295>
- Karp, D. S., Rominger, A. J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R. & Daily, G. C. (2012). Intensive agriculture erodes β-diversity at large scales. *Ecology Letters*, 15, 963–970. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x
- Klug, P. E., Reed, R. N., Mazzotti, F. J., McEachern, M. A., Vinci, J. J., Craven, K. K. & Yackel Adams, A. A. (2015). The influence of disturbed habitat on the spatial ecology of

- Argentine black and White tegu (*Tupinambis merianae*), a recent invader in the Everglades ecosystem (Florida, USA). *Biological Invasions*, 17, 1785–1797. doi: 10.1007/s10530-014-0834-7
- Laliberté, E., Wells, J. A., De Clerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P., Queiroz, C. & Mayfield, M. M. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13, 76–86. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x>
- Le Provost, G., Badenhausen, I., Bagousse-Pinguet, Y. L., Clough, Y., Henckel, L., Viole, C., Bretagnolle, V., Roncoroni, M., Manning P. & Gross N. (2020). Land-use history impacts functional diversity across multiple trophic groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 1573–1579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1910023117>
- Liang, C., Yang, G., Wang, N., Feng, G., Yang, F., Svenning, J. C. & Yang, J. (2019). Taxonomic, phylogenetic and functional homogenization of bird communities due to land use change. *Biological Conservation*, 236, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.036>
- Liu, P., Xu, S. L., Lin, J. H., Li, H. M., Lin, Q. Q. & Han, B. P. (2020). Urbanization increases biotic homogenization of zooplankton communities in tropical reservoirs. *Ecological Indicators*, 110, 105899–105909. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105899>
- Loebmann, D. & Haddad, C. F. B. (2010). Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. *Biota Neotropica*, 10, 227–256. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000300026>
- Lososová, Z., Chytrý, M., Danihelka, J., Tichý, L. & Ricotta, C. (2016). Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetable Science*, 27, 452–459. <https://doi.org/10.1111/jvs.12381>.
- MacGregor-Fors, I., Quesada, J., Lee, J. G. H. & Yeh, P. J. (2017). Space invaders: House Sparrow densities along three urban-agricultural landscapes. *Avian Conservation and Ecology*, 12, 11. <https://doi.org/10.5751/ACE-01082-120211>
- Marcacci, G., Westphal, C., Wenzel, A., Raj, V., Nölke, N., Tscharntke, T. & Grass I. (2021). Taxonomic and functional homogenization of farmland birds along an urbanization gradient in atropical megacity. *Global Change Biology*, 27, 4980–4994. <https://doi.org/10.1111/gcb.15755>
- Martello, F., De Bello, F., Morini, M. S. C., Silva, R. R., Souza-Campana, D. R., Ribeiro, M. C. & Carmona, C. P. (2018). Homogenization and impoverishment of taxonomic and

- functional diversity of ants in eucalyptus plantations. *Scientific Reports*, 8, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20823-1>
- Mayfield, M. M. & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>
- Menezes, V. G., Santos, N. M., Bezerra, R. S., Gogliath, M. & Ribeiro, L. B. (2013). *Hemidactylus brasiliensis* (Amaral's Brazilian Gecko). Diet. *Herpetological Review*, 44, 143–144.
- Menin, M., De Carvalho, V. T., Almeida, A. P., Gordo, M., Oliveira, D. P., Luiz, L. F., Campos, J. V. & Hrbek, T. (2017). Amphibians from Santa Isabel do Rio Negro, Brazilian Amazonia. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 16, 183–199. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v16i2p183-199>
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Garda, A. A. & Delfim, F. R. (2017). In J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli (Orgs.). Species Composition, Biogeography, and Conservation of the Caatinga Lizards *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* (pp. 133-149). Cham, Germany. Springer Publishing Internacional.
- Moro, M. F., Macedo, M. B., Moura-Fé, M. M., Castro, A. S. F. & Costa, R. C. (2015). Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. *Rodriguésia*, 66, 717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>
- Neckel-Oliveira, S. (2007). Effects of forest disturbance on breeding habitat availability for two species of anurans in the Amazon. *Copeia*, 1, 186–192. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)7\[186:EOFDOB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2007)7[186:EOFDOB]2.0.CO;2)
- Neilly, H., Nordberg, E. J., VanDerWal, J. & Schwarzkopf, L. (2017). Arboreality increases reptile community resistance to disturbance from livestock grazing. *Journal of Applied Ecology*, 55, 786–799. doi:10.1111/1365-2664.12982
- Nogueira, C., Colli, G. R. & Martins, M. (2009). Local richness e distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, 34, 83–96. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01887.x>
- Nowakowski, A. J., Frishkoff, L. O., Thompson, M. E. Smith, T. M. & Todd, B. D. (2018). Phylogenetic homogenization of amphibian assemblages in human-altered habitats across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, E3454–E3462. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714891115>

- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly M., Kindt, R. Legendre, P. McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, Simpson, G. L., Solymos, Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2020). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olden, J. D. & Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162, 442–460. DOI: 10.1086/378212
- Oliveira, J. C. F., Winck, G. R., Ribeiro, J. P. & Rocha C. F. D. (2016). Antropogenic or niche preference: contributions on the knowledge of *Hemidactylus mabouia* invasion in South America. *North-Western Journal of Zoology*, 12, 389–392.
- Pakeman, R. J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99, 1143–1151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01853.x>
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004). Ape: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Passos, D. C., Mesquita, P. C. M. D. & Borges-Nojosa, D. M. (2016). Diversity e seasonal dynamic of a lizard assemblage in a Neotropical semiarid habitat. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 51, 19–28. <https://doi.org/10.1080/01650521.2016.1149383>
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2006.) Functional diversity: Back to basics e looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pinheiro J, Bates D, R Core Team (2022). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-159
- Pivello, V. R. (2011). The Use of Fire in the Cerrado and Amazonian Rainforests of Brazil: Past and Present. *Fire Ecology*, 7, 4–39. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0701024>
- Prado, D. (2003). As caatingas da América do Sul. In I. R. Leal, M. Tabarelli & J. M. Cardoso (Eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga* (pp. 3–73). Recife, Braz. Editora Universitária da UFPE.
- QGIS Development Team (2019). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Queiroz, L. P., Cardoso, D., Fernandes, M. F. & Moro, M. F. (2017). Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* (pp. 133–149). Cham, Germany. Springer.

- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria, Vienna.
- Ribeiro-Junior, M. A. (2015). Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. I. Dactyloidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Leiosauridae, Polychrotidae, Tropiduridae. *Zootaxa*, 3983, 1–110.
<https://doi.org/10.111646/zootaxa.3983.1.1>
- Ribeiro-Júnior, M. A. & Amaral, S. (2016). Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. III. Anguidae, Scincidae, Teiidae. *Zootaxa*, 4205, 401–430. <https://doi.org/10.111646/zootaxa.4205.5.1>
- Roberto, I. J. & Loebmann, D. (2016). Composition, distribution patterns, and conservation priority areas for the Herpetofauna of the State of Ceará, Northeastern Brazil. *Salamandra*, 52, 134–152. <https://salamandra-journal.com/index.php/home/contents/2016-vol-52/569-roberto-i-j-d-loebmann/file>
- Robinson, B. J. O., Barnes, D. K. A., Grange, L. J. & Morley, S. A. (2021). The extremes of disturbance gradients reduce functional redundancy of the shallow Antarctic benthos. *Frontiers in Marine Science*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.797112>
- Rodrigues, M. T. (2003). Herpetofauna da Caatinga. In I. R. Leal, M. Tabarelli & J. M. Cardoso (Eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga* (pp. 181–236). Recife, Braz. Editora Universitária da UFPE.
- Rurangwa, M. L., Aguirre-Gutiérrez, J., Matthews, T. J., Niyigaba, P., Wayman, J. P., Tobias, J. A., & Whittaker, R. J. (2021). Effects of land-use change on avian taxonomic, functional and phylogenetic diversity in a tropical montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 27, 1732–1746. <https://doi.org/10.1002/ece3.9024>
- Santos, A. M. M., Cavalcanti, D. R., Silva, J. M. C. & Tabarelli, M. (2007). Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34, 437–446. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01604.x>
- Santos, F. A. (2018). Análise Integrada da Paisagem em Trabalho de Campo no Parque Nacional de Sete Cidades (PI). *Geografia (Londrina)*, 27, 103–119. <http://dx.doi.org/10.5433/2447-1747.2018v27n1p103>
- Santos, L. A. C., Miranda, S. C. & Neto, C. M. S. (2020). Fitofisionomias do Cerrado: definições e tendências. *Élisée - Revista de Geografia da UEG*, 9, e922022. <https://www.revista.ueg.br/index.php/elisee/article/view/10907>

- Sartorius, S. S., Vitt, L. J. & Colli, G. R. (1999). Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation*, 90, 91–101. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00019-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00019-1)
- Scott, D. M., Brown, D., Mahood, S., Delton, B., Silbum, A. & Rakotondraparany, F. (2006). The impacts of forest clearance on lizard, small mammal e bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. *Biological Conservation*, 127, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.07.014>
- Scott, N. J., Crump, M. L., Zimmerman, B. L.... Altig, R. (1994). Standard techniques for inventory and monitoring. In W. R. Heyer (Ed.). *Measuring and monitoring biological diversity*. (pp. 74–141). Washington, EUA. Standard methods for amphibians, Smithsonian Institution Press.
- Sharma, K., Acharya, B. K., Sharma, G., Valente, D., Pasimeni, M. R., Petrosillo, I. & Selvan, T. (2020). Land use effect on butterfly alpha and beta diversity in the Eastern Himalaya, India. *Ecological Indicators*, 110, 105605. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105605>
- Silva, E. A., Melo Junior, M. & Santos, E. M. (2015). Ocupação, comportamento e hábito alimentar de *Coleodactylus meridionalis* (boulenger, 1888) (Squamata: Sphaerodactylidae) em uma Floresta Serrana, sertão do Pajeú, PE. *Revista Ouricuri*, 5, 39–52. <https://www.revistas.uneb.br/index.php/ouricuri/article/view/1484>
- Silva, J. M. C. & Barbosa, L. C. F. (2017). Impact of Human Activities on the Caatinga. In J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli (Orgs.). *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* (pp. 359–368). Cham, Germany. Springer Publishing Internacional.
- Simon, M. F. & Pennington T. (2012). Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences*, 173, 711–723. <https://doi.org/10.1086/665973>
- Sreekar, R., Katabuchi, M., Nakamura, A., Corlett, R. T., Slik, J. F., Fletcher, C., He, F., Weiblen, G. D., Shen, G., Xu, H., Sun, I-F., Cao, K., Ma, K., Chang, L-W., Cao, M., Jiang, M., Gunatilleke, I. A. U. N., Ong, P., Yap, S., Gunatilleke, C. V. S., Novotny, V., Brockelman, W. Y., Xiang, W., Mi, X., Li, X., Wang, X., Qiao, X., Li, Y., Tan, S., Condit, R., Harrison, R. D. & Koh, L. P. (2018). Spatial scale changes the relationship between beta diversity, species richness and latitude. *Royal Society Open Science*, 5, 181168. <https://doi.org/10.1098/rsos.181168>

- Smart, S. M., Thompson, K., Marrs, R. H., Le Duc, M. G., Maskell, L. C. & Firbank, L. G. (2006). Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2659–2665. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3630>
- Socolar, J. B. Gilroy, J. J., Kunin, W. E. & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 67–80. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Sonnier, G., Johnson, S. E., Amatangelo, K. L., Rogers, D. A. & Waller, D. M. (2014). Is taxonomic homogenization linked to functional homogenization in temperate forests? *Global Ecology and Biogeography*, 23, 894–902. <https://doi.org/10.1111/geb.12164>
- Sousa, J. G. G., Teixeira, A. A., Teles, D. A., Araújo-Filho, J. A. & Ávila, R. W. (2017). Feeding ecology of two sympatric geckos in an urban area of Northeastern Brazil. *Acta Herpetologica*, 12, 49–54.
- Spaan, D., Ramos-Fernández, G., Bonilla-Moheno, M., Schaffner, C. M., Morales-Mávil, J. E., Slater, K. & Aureli, F. (2020). Anthropogenic habitat disturbance and food availability affect the abundance of an endangered primate: a regional approach. *Mammalian Biology*, 100, 325–333. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00025-x>
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17, 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J. & Martínez-Ramos, M. (2008). Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology*, 22, 362–374. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00883.x>
- Sutton, W. B., Wang, Y., Schweitzer, C. J. & Steen, D. A. (2014). Lizard microhabitat and microclimate relationships in southeastern pine-hardwood forests managed with prescribed burning and thinning. *Forest Science*, 60, 180–190. <https://doi.org/10.5849/forsci.11-076>
- Tamme, R., Hiiesalu, I., Laanisto, L., Szava-Kovats, R. & Partel, M. (2010). Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 21, 796–801. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x>
- Tilman, D. (2001) Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3, 109–120. <https://doi.org/10.1006/rwbd.1999.0154>

- Tylianakis, J. M., Klein, A. M., Lozada, T. & Tscharntke, T. (2006). Spatial scale of observation affects a, b and g diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *Journal of Biogeography*, 33, 1295–1304.
<https://www.jstor.org/stable/3838617>
- Uchôa, L. R., Delfim, F. R., Mesquita, D. O., Colli G. R., Garda, A. A. & Guedes, T. B. (2022). Lizards (Reptilia: Squamata) from the Caatinga, northeastern Brazil: Detailed and updated overview. *Vertebrate Zoology*, 72, 599–659.
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C., Caldwell, J. P. & Oliveira, V. R. L. (1998). The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. *Conservation Biology*, 12, 654–664. <https://www.jstor.org/stable/2387247>
- Vitt, L. J. & Carvalho C. M. (1995) Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of Northern Brazil. *Copeia*, 305–329.
- Wai, K. T., Trisurat, Y. & Sukmasuang, R. (2017). Comparison of Small Mammal Communities in Logged and Unlogged Areas in the Proposed Mahamyang Wildlife Sanctuary, Myanmar. *Journal of Tropical Forest Research*, 1, 1–20.
<http://tferj.forest.ku.ac.th/main/wp-content/uploads/2018/05/1-Comparison-of-Small-Mammal-communities-in-Logged-and-Unlogged-Areas.pdf>
- Walker, B. (1995). Conserving Biological Diversity through Ecosystem Resilience. *Conservation Biology*, 9, 747–752. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040747.x>
- Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M.... Kühn, I. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 21721–21725. <https://doi.org/10.1073/pnas.090708810>.

4 CAPÍTULO III

EFFECTS OF AGRICULTURAL LAND USE IN ABUNDANCE, PARASITISM, AND MICROHABITAT USE OF THE GENERALIST LIZARD *Tropidurus hispidus* (SPIX, 1825)

ANA CAROLINA BRASILEIRO^{1,2}, ELVIS FRANKLIN FERNANDES CARVALHO¹, ROBSON WALDEMAR ÁVILA¹

¹ Graduate Program in Ecology and Natural Resources, Department of Biology, Pici Campus, Federal University of Ceará, Fortaleza, CE Zip Code 60440-900, Brazil

²Corresponding author, e-mail: carolbrmelo@hotmail.com

Short-title.—Effects of land use on the ecology of *Tropidurus hispidus*

Abstract.—The conversion of pristine areas for agricultural areas has a deep environmental impact. While those changes may harm several species, others may benefit from them, serving as environmental indicators for such changes. In this work, we evaluate how agricultural land use affects the abundance, parasitism, spatial niche amplitude and microhabitat use of the generalist lizard *Tropidurus hispidus* in different vegetation types of the Caatinga Domain. The abundance of *T. hispidus* increased in agricultural areas only in general analysis (regional) and in Relictual Humid Forest. In the other areas (Caatinga *sensu stricto* and Cerrado *sensu stricto*) the species did not increase in abundance, but neither did it decrease. We recorded changes in abundance and prevalence of heteroxeneous (higher in protected areas) and monoxenous helminth (higher in agricultural areas), which was used to identify how different life cycle species may be differently affected by anthropization. We have not identified clear patterns of change in the amplitude of the spatial niche with agricultural land use for *T. hispidus*, but we identified differences in the use of some microhabitat categories. This work contributes to knowledge of various biological aspects of *Tropidurus hispidus* in response to agricultural land use and to better understanding how environmental disturbances affect the life history of a Neotropical generalist lizards.

Key Words.—agricultural areas; anthropic disturbance; helminth; Squamata

Resumo.—A conversão de áreas de vegetação natural em áreas de agricultura tem profundo impacto ambiental. Alterações desta natureza tendem a prejudicar diversas espécies, entretanto, outras podem inclusive ser beneficiadas, servindo como indicadores ambientais. Neste trabalho avaliamos como o uso agrícola do solo afeta a abundância, parasitismo e a amplitude de nicho espacial do lagarto generalista *Tropidurus hispidus* em diferentes tipos de vegetação do Domínio Caatinga. A abundância de *T. hispidus* aumentou em áreas de agricultura apenas na análise geral (regional) e na área de Floresta Úmida Relictual. Nas demais áreas (Caatinga *sensu stricto* e Cerrado *sensu stricto*) a espécie não aumentou em abundância, mas também não diminuiu. Registraramos diferenças na abundância e prevalência de helmintos heteroxênicos (maior em áreas conservadas) e monoxênicos (maior em áreas agrícolas), que identifica como espécies de ciclo de vida distintos podem ser diferentemente afetadas pela antropização. Não identificamos padrões claros na amplitude do nicho espacial com a intensificação do uso do solo para *T. hispidus*, mas identificamos diferentes no uso de algumas categorias de microhabitat. Este trabalho amplia o conhecimento sobre vários aspectos da biologia de *Tropidurus hispidus* em resposta à intensificação do uso do solo e contribui para uma melhor compreensão de como distúrbios ambientais afetam a biologia de lagartos generalistas neotropicais.

Palavras-chave.—áreas de agricultura; distúrbio antropogênico; helmintos; Squamata

INTRODUCTION

Habitat loss and fragmentation are the largest threat to biodiversity (Leal et al. 2005; Rogan and Lacher Jr. 2018). Among the main forms of change in habitat use is the conversion of pristine areas into agricultural areas (Ellis et al. 2010; Ritchie and Roser 2013). Agricultural land use cause variations in the environment that prevents certain species to remain or improve conditions for others (Scott et al. 2006; Gonthier et al. 2014). Generalist species tend to survive changes in the environment more effectively (Canning et al. 2017), some of them even benefiting from it, such as by increasing their abundance (Sutton et al. 2014; Flores et al. 2017), serving bioindicators. In addition to influencing the population size, agricultural land use can also interfere with interactions between species, such as competition, predation and parasitism (Petren and Case 1998; Mckenzie 2007).

Parasitism is an antagonistic interaction widespread in the most distinct groups of organisms. In parasitism by helminth, hosts can be infected by direct contact with the environment and through intermediate hosts. Parasite infections can negatively affect the hosts in aspects such as growth (Kelehear et al. 2011), behavior (Madelaire 2013), sexual selection (Hamilton and Zuk 1982), and reproductive investment (Galdino et al. 2014). Parasitism parameters (e.g. prevalence, richness and intensity) can be affected by aspects such as diet (Hansen et al. 2017), microhabitat use, and host density (Kelehear et al. 2012; Brito et al. 2014), and these factors can be affected by environmental changes. As parasites are closely related to their hosts and can affect their density and ecology, they are necessarily considered to be good environmental bioindicators, however, it is noteworthy that different groups of parasites can respond differently to environmental changes (Lafferty 1997). In indirect life cycle species (heteroxenous) the need for more than one host to complete their life cycle can cause limitations in surviving in anthropic environments (Werner and Nunn 2020), since degradation of the natural environment can lead to changes in species density, including of intermediate hosts for some parasites (Mckenzie and Townsend 2007). However, the opposite may also be true when there is an increase in intermediate hosts with anthropization. In eutrophic waters, for example, the increase in insects and snails due to changes in environmental conditions facilitates increases in the rate of parasite transmission in anurans that live close to aquatic environments (Mckenzie 2007). Direct life cycle species tend to be less harmed from anthropization, since they do not need intermediate hosts to complete their life cycle (King et al. 2010).

Another ecological aspect that can be affected by environmental changes is the microhabitat use of organisms (Sutton et al. 2014). More extreme environments may increase restrictions on the microhabitat, due, for example, to a lower availability of resources, resulting in narrower niches (Caldas et al. 2019), but the opposite is also possible. Ecological release can be generated by changes in competition, parasitism, and predation and has the consequence of a wider range of use of resources by benefited species and can often occur in newly colonized environments (Des Roches et al. 2011; Herrmann et al. 2020).

In this work, we evaluate how some ecological aspects of the generalist lizard *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) is affected by agricultural land use. *Tropidurus hispidus* is a tropidurid lizard that has sit-and-wait behavior as its main foraging strategy (Kolodiuk et al. 2009) and feeds predominantly on insects (Ribeiro and Freire 2011). In natural areas, it uses mainly tree trunks as a habitat for foraging and thermoregulation (Albuquerque et al. 2018). These lizards can be found both in natural environments and in anthropic areas (they even seem to benefit from urbanization - Andrade et al. 2019), being good models to test the effect of environmental disturbances. Regarding the ecology of this species, we hypothesize that: i) There is an increase in the abundance of *T. hispidus* in agricultural areas in relation to areas of conserved natural vegetation; ii) About the parasitism, there is a reduction in abundance and prevalence of heteroxenous helminths in agricultural areas, but not of monoxenous species; iii) There is an increase in the spatial niche breadth of *T. hispidus* in agricultural areas; iv) There will be differences in microhabitat use classes between agricultural areas and conserved areas.

MATERIALS AND METHODS

Study area.—We developed this work around three Protected Areas in Brazil, the Aiuaba Ecological Station (AES, $6^{\circ} 41'03.4\text{"S}$ $40^{\circ} 12'52.3\text{"W}$, located in Aiuaba municipality in the State of Ceará), the Ubajara National Park (UNP, $3^{\circ} 50'31.2\text{"S}$ $40^{\circ} 54'00.5\text{"W}$, located in the northwest of the State of Ceará, between Ubajara, Tianguá and Frecheirinha municipalities) and the Sete Cidades National Park (SCNP, $4^{\circ} 06'58.8\text{"S}$ $41^{\circ} 43'41.8\text{"W}$ located in the northeast of the State of Piauí in the municipalities of Piracurura, Piripiri and Brasileira - Complexo Campo Maior, Veloso et al. 2002). The different areas constitute the vegetation of Caatinga *sensu stricto*, Cerrado *sensu stricto* (marginal area, close to the Caatinga *sensu stricto* vegetation) and Relictual Humid Forest (Table 1).

Caatinga sensu stricto is a Seasonally Dry Tropical Forest (STDF) distributed throughout the Northeast of Brazil. It has high annual evapotranspiration, causing a water deficit for most of the year, and for this reason, it has predominantly deciduous vegetation (Prado 2003). Along this vegetation formation, exceptional areas can be found, such as the Relictual Humid Forests (Moro et al. 2015). These forests have less seasonality than the *Caatinga sensu stricto* that surrounds it, greater rainfall and perennial vegetation (Medeiros and Cestaro 2016). These forests are believed to have formed through the expansion and retraction of tropical forests (Amazon and Atlantic Forest) in the past (Santos et al. 2007; Castro et al. 2019). Its fauna is composed of many forest species that are not present in the *Caatinga sensu stricto* (Garda et al. 2017; Mesquita et al. 2017). In addition, on the margins of the Caatinga Domain, it is also possible to find vegetation from other biomes with which they have contact, such as the Cerrado (Veloso et al. 2002). The Cerrado (Tropical Savanna) may have different phytophysiognomies, but the predominant one is the open Cerrado (*Cerrado sensu stricto*). It presents spaced trees, with adaptations to fire, and a considerable grass cover, and is the type of vegetation investigated in this study (Santos et al. 2020).

Sample design.—We delimited four transects in the Protected Areas surroundings, with the exception of UNP, where we delimited three transects in the Relictual Humid Forest areas and three in the *Caatinga sensu stricto* areas. Each transect had two conserved area points (natural vegetation with low disturbance level – Closed secondary vegetation) and two agricultural area points. The points in each transect had a minimum distance of 500 m, and the transect had a minimum distance of 3 km (Fig. 1). We selected the areas by using the software QGIS v2.18.19 (QGIS Development Team 2019) and satellite images. The land-use classification considered the density, color, and height of vegetation, later confirmed in the field. The agricultural areas (subsistence agriculture) were predominantly corn crops or intercropped with beans and cassava, except in the Relictual Humid Forest areas where there were, in addition to the corn plantations, fruit plantations, such as passion fruit, avocado, and banana. In *Caatinga sensu stricto* areas and *Cerrado sensu stricto* areas, the plantations were abandoned during the drought period. In Relictual Humid Forest areas, the plantations were irrigated.

We carried out three expeditions (between 2018 and 2020) in each study area: two expeditions during the rainy season and the third one during the dry season (except in the SCNP surroundings, where we carried out three expeditions during the rainy season and another one during the dry season). We collected data during the daytime (between 8 a.m. and

5 p.m.). We spent 60 minutes at each point and we utilized the visual encounter survey (VES) as a sampling method (Scott et al. 1994). We totalized a sample effort of 147 hours and 13 minutes in the AES surroundings (*Caatinga sensu stricto*) (71 h and 03 min in the agricultural areas and 76 h and 10 min in conserved areas), 128 h and 31 min in the UNP surroundings (*Caatinga sensu stricto*) (64 h 06 min in agricultural areas and 64 h and 25 min in conserved areas), 127 h and 08 min in the UNP surroundings (Relictual Humid Forest) (61 h and 24 min in agricultural areas and 65 h and 44 min in conserved areas), and 192 h and 31 min in the SCNP surroundings (*Cerrado sensu stricto*) (91 h and 37 min in agricultural areas and 100 h and 54 min in conserved areas), taking into account the collection time at each point by the total number of collectors.

During the search period, we explored different microhabitats inhabited by lizards (exposed soil, fallen trunk, leaf litter, rock, soil between vegetation, fence stake, termite nest, tree trunk, wall). When spotted for the first time, we noted the substrate used by each observed specimen (Werneck et al. 2009). We counted the spotted animals and collected some of them (collection permit nº 72762 and 29613, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio). In addition to the areas outside the Protected Areas, we collected some of the lizards in preserved areas within the Protected Areas boundaries (collection permit nº. 68031-1, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio). After collected, we euthanize the specimens with a lethal injection of 2% lidocaine chloride. Then, we recorded the Snout-vent length (SVL) of each specimen with a digital caliper (precision 0.1 mm).

We necropsied the collected animals under a stereomicroscope with a longitudinal incision in the anteroposterior axis for the collection of parasites. We examine the organs in the gastrointestinal tract (stomach, small and large intestines), lungs, and abdominal cavity. We collected all parasites found, including encysted forms of acanthocephala. We fixed the parasites in 70% ethyl alcohol, and necropsied the fixed specimens of *T. hispidus* in 3.7% formaldehyde. We preserved the specimens in 70% ethyl alcohol and then deposited in the herpetological collection of the Núcleo Regional de Ofiologia (NUROF) of the Federal University of Ceará.

For the identification of parasite species, we clarified nematodes with lactic acid, stained the cestodes, trematodes, and acanthocephala with hydrochloric carmine and diaphonized with eugenol. We prepared temporary slides with parasite specimens for observation under a microscope. The nomenclature follows Rêgo and Ibáñez (1965), Vicente et al. (1993), Gibson

et al. (2002), Anderson et al. (2009), Bursey et al. (2010) and Fernandes and Kohn (2014). We preserved the parasite specimens in 70% ethyl alcohol and then deposited in the Parasitological Collection of Federal University of Ceará (CPUFC).

Statistical analysis. — To test the first hypothesis, related to the abundance of lizards between conserved and agricultural areas, in the overall analysis (including all study areas) we built a generalized linear mixed effects model (GLMM) as a Poisson distribution (used for counting data). For general analysis, we used as a random effect the study site (AES surroundings - Caatinga *sensu stricto*), UNP surroundings (Caatinga *sensu stricto*), UNP surroundings (Relictual Humid Forest), SCNP surroundings (Cerrado *sensu stricto*) and the collection points. For the analysis of each study area we consider the collection points as a random effect.

To test the second hypothesis, related to parasitism metrics, we evaluated differences in the general abundance of helminth between conserved and agricultural areas through a GLMM as Poisson distribution, using the study site as a random factor. We did not carry out analyses for each study site individually due to the small sample size per site (Appendix Table). In addition to the general analysis, we carried out an analysis of abundance and prevalence for the most widely distributed helminth species (Appendix Table). Parasitism descriptors followed Bush et al. guidelines (1997). As the abundance of parasites can positively vary with lizard body size (e.g., Anjos et al. 2012), we performed Spearman correlations between SVL (mm) and the abundance of parasites in each type of environment (conserved vegetation and agricultural areas). In addition, we used the Wilcoxon Test to assess to access the existence of differences in the body size of lizards collected in areas of conserved vegetation and agricultural areas. If the relationship was positive, larger animals in conserved areas would suggest a greater abundance of parasites, regardless of land use. To assess the difference in prevalence between conserved and agricultural areas, we used Z-tests. As we expected the prevalence of monoxenous species to be higher in agriculture and heteroxenous to be higher in conserved areas, we used one-tailed tests.

To test the third hypothesis and evaluate the difference in microhabitat use, we calculated the spatial niche amplitude using the inverse of Simpson's diversity index (Simpson 1949). Values ranged from 1 (exclusive use of a single category) to n (similar use of all categories). Then, we divided the niche range by the number of categories used in each location, since it generates a value between zero and one and is easier to compare.

To test the fourth hypothesis and evaluate the differences in the proportion of microhabitat use classes at different levels of disorder, we used the Z-test when all categories had $n > 5$ and Fisher's exact probability test when at least one of the categories had $n < 5$. We marked the significant values with an asterisk (*) in Figure 2. For all tests, we assigned the significance level $\alpha = 0.05$. We performed all analyses using R v.3.4.3 software (R Core Team 2021). We present descriptive statistics as mean \pm standard deviation (minimum - maximum).

RESULTS

Abundance of lizards. — We recorded a total of 485 encounters with specimens of *Tropidurus hispidus* (204 in conserved areas and 281 in agricultural areas, with 92 in the UNP surroundings – Caatinga *sensu stricto*, 46 in the UNP surroundings – Relictual Humid Forest, 183 in the AES surroundings – Caatinga *sensu stricto* and 164 in the SCNP surroundings – Cerrado *sensu stricto*). The general abundance of lizards changed between conserved and agricultural areas (GLMM - Estimate = 0.63, $Z = 2.95$, $P = 0.003$), being higher in agricultural areas. Locally, the abundance of lizards has increased in agricultural areas only in Relictual Humid Forest (GLMM - Estimate = 3.22, $Z = 4.25$, $P < 0.001$). In the Caatinga *sensu stricto* (AES surroundings – GLMM - Estimate = 0.46, $Z = 1.41$, $P = 0.15$, and UNP surroundings – GLMM - Estimate = 0.23, $Z = 1.76$, $P = 0.43$) and Cerrado *sensu stricto* (GLMM - Estimate = 0.12, $Z = 1.39$, $P = 0.69$) there was no difference in the abundance of lizards.

Parasitism. — We analyzed a total of 128 specimens of *T. hispidus*. We recorded a total of 17 species of helminth, 11 species registered in agricultural areas (five monoxenous and six heteroxenous) and 11 in conserved areas (three monoxenous and eight heteroxenous). The species with the highest mean abundance (MA) and prevalence (PR) in conserved areas was *Physaloptera lutzi* (MA - 3.9, PR - 57%), followed by *Strongyluris oscari* (MA - 2.5, PR - 28%), both heteroxenous. In agricultural areas it was *Parapharyngodon largitor* (MA - 2.12, PR - 45%), monoxenous, followed by *Physaloptera lutzi* (MA - 1.53, PR - 37.5%), heteroxenous (Appendix Table).

The abundance of monoxenous was higher in agricultural than in conserved areas (2.65 ± 4.5 and 1.24 ± 3.5 , respectively), while the abundance of heteroxenous was greater in conserved areas than in agricultural ones (6.95 ± 10.7 and 2.34 ± 4.8 , respectively) (Table 2). We recorded these patterns even though we had larger lizards in agricultural areas ($W = 16900$, $P < 0.001$) and there is a positive relationship between body size and abundance of

helminth (agricultural areas $\rho = 0.58$, $P < 0.001$, $n = 79$, conserved vegetation $\rho = 0.62$, $P < 0.001$, $n = 49$). The prevalence of monoxenous was lower in conserved areas (31%) than in agricultural areas (52%). The prevalence of heteroxenous was higher in conserved areas (77%) than in agricultural areas (50%) (Table 2). In the analysis by species, the abundance and prevalence of monoxenous species was higher in agricultural areas while that of heteroxenous was higher in conserved areas (Table 2).

Space niche width and microhabitat use.—In the Caatinga *sensu stricto* (AES surroundings) the niche width of *T. hispidus* in conserved areas was 4.28 (with adjusted - 0.61, $n = 63$) and the most frequently used category was “tree trunk” (39.6%). In agricultural areas the niche width was 3.77 (with adjusted - 0.41, $n = 91$) and the category most frequently used was “fence stake” (45%) (Fig. 2). In other Caatinga *sensu stricto* area (UNP surroundings) the niche width in conserved areas was 2.67 (with adjusted - 0.66, $n = 36$), and the most frequently used category was “tree trunk” (47.2%). In agricultural areas the niche width was 5.47 (with adjusted - 0.91, $n = 66$) and the most frequently used category was “rock” (30.3%). (Fig. 2). In the Relictual Humid Forest (UNP surroundings), the niche width of *T. hispidus* in conserved areas was 1 ($n = 2$) and the most frequently used category was “fallen trunk” (100%). In agricultural areas the niche width was 6.64 (with adjusted - 0.83, $n = 41$) and the most used category was “fence stake” (19.5%) (Fig. 2). In the Cerrado *sensu stricto* (SCNP surroundings), the niche width of *T. hispidus* in conserved areas was 5.97 (with adjusted - 0.85, $n = 63$) and the most frequently used microhabitat category was “tree trunk” (28.5%). In agricultural areas, the niche width was 2.59 (with adjusted - 0.41, $n = 71$) and the most frequently used microhabitat categories were “fence stake” (23.9%) and “rock” (23.9%) (Fig. 2). Some categories have changed in frequency of use between conserved and agricultural areas, such as “fence stake” (higher in agriculture) and “tree trunks” (higher in conserved vegetation) (Fig. 2). It was not possible to perform the statistical analysis for Relictual Humid Forest (Fig. 2C) due to the small sample size in conserved areas ($n = 2$).

DISCUSSION

Abundance of lizards.—We corroborate our hypothesis of increased abundance of *T. hispidus* in agricultural areas only in the general analysis and in Relictual Humid Forest. *Tropidurus hispidus* is a habitat and diet generalist, and is among the most abundant species in natural areas of Caatinga *sensu stricto* (Vitt et al. 1995; Gonçalves-Sousa et al. 2019). The

species is typical of open formations (Ribeiro-Júnior 2015), which explains its lower number in areas of conserved vegetation in Relictual Humid Forest. In these environments, it is found mainly in forest edges (Albuquerque et al. 2018), as the interior of the forest may restrict the necessary conditions for thermoregulation and, consequently, obtaining food. Considering that the abundance of *T. hispidus* suffered less intense changes in more open vegetation areas (Cerrado *sensu stricto* and Caatinga *sensu stricto* in relation to Relictual Humid Forest), the species may benefit more from conversion of Relictual Humid Forest pristine vegetation into agricultural areas. However, in Cerrado *sensu stricto* and Caatinga *sensu stricto* areas, the species also did not show a decline and maintained abundance with agricultural land use. The increase in abundance of generalist species is observed in different groups of organisms associated with agricultural land use (e.g. birds – Macgregor-Fors 2017; bees - Flores et al. 2017; lizards - Sutton et al. 2014). The success of some species in surviving in anthropic environments may be associated with more suitable conditions for them, such as less competition (Des Roches et al. 2011) and greater availability of resources (Marques et al. 2020).

Parasitism.— We corroborate our hypothesis of reduction in abundance and prevalence of heteroxenous helminths in agricultural areas, and not of monoxenous species. The abundance and prevalence of monoxenous parasites were higher in agricultural areas, while that of heteroxenous parasites were higher in conserved areas. Changes in parasitism rates in anthropized environments may be related to parasite life cycle, quality of available resources and aggregation, and condition of hosts (revision in Becker et al. 2015). In literature, an increase in rates of parasitism with intensification of disturbance is constantly identified (McKenzie and Townsend 2007; Portela et al. 2020). However, when it is not taken into account that different life cycle species can be affected differently by anthropization, the effect on parasites can be masked. Heteroxenous helminth species are generally more affected by anthropization than monoxenous ones. The heteroxenous *P. lutzi* and *S. oscari*, for example, had a reduction in abundance and prevalence in agricultural areas, while *Parapharyngodon largitor*, a generalist monoxenic species (Ávila and Silva. 2010; Ávila et al. 2011), benefited from anthropization, with an increase in abundance in agricultural areas.

Heteroxenous parasites that have lizards as definitive hosts are mainly obtained through diet (Anderson 2000), and the simplification of habitat through the conversion of natural vegetation into agricultural areas is among the factors that comprise the loss of biodiversity (e.g. Flores et al. 2017; Rogan and Lacher Jr. 2018). Associated with this, the use of

pesticides is another factor related to the decrease of parasitism in agricultural areas (King et al. 2007). While we did not collect data about pesticides in agriculture areas; we found incorrectly discarded packaging, denouncing the use of pesticide in crops. We also found packs of insecticides based on acephate and cypermethrin, substances that can eliminate various insect species (Cefanol, 2020; Cyprin Prime, 2021). *Tropidurus hispidus* predominantly consumes insects (Ribeiro and Freire 2011), so it is possible that the lower abundance of heteroxenous parasites in agricultural areas, beyond habitat simplification, is related to the decrease in insect population. Since the insect diet is related to helminthofauna in lizards (Silva et al. 2019), it is possible that a change in the availability of resources could affect the consumption of intermediate hosts through the loss of species biodiversity (Marcogliese et al. 2009; Becker et al. 2015). Evaluating how the arthropods that makes up the diet is affected by the agricultural land use can help to better understand how heteroxenous parasites are affected by anthropization.

Monoxenous parasites are less harmed because they do not need an intermediate host for reproduction (King et al. 2010). Additionally, it is possible that a reduction in the immune response of hosts in anthropized areas may increase the spread of these parasites (e.g. Garcia Neto et al. 2020). We must take into account that, in addition to land use, the characteristics of the environment can also influence ecological aspects of species (Albuquerque et al. 2018). Therefore, analyses for each individual area of study is required, in order to further understanding the patterns. Before generalizing patterns for different related taxa, it is also important to consider that responses to parasitism can be species-specific. For example, there was an increase in the intensity of parasitism in urban environments for the lizard *Anolis sagrei*, but not for its congener, *A. cristatellus*, thus demonstrating that these responses may be species-specific (Thawley et al. 2019).

Space niche width and microhabitat use.— We do not support the hypothesis of an increase in the special niche of *T. hispidus* in agricultural areas. We did not register a pattern of variation in niche width of *T. hispidus* between conserved and agricultural areas, in the different concomitantly studied regions. In the PNU surroundings (Caatinga *sensu stricto* and Relictual Humid Forest) there was a considerable increase in niche width in agricultural areas; in the AES (Caatinga *sensu stricto*) and PNSC surroundings (Cerrado *sensu stricto*) there was a reduction in niche width. *Tropidurus hispidus* is a generalist species and can adapt well to new types of environments (Andrade 2019). It is likely that increased density, reduced competition, and predation are aspects that can expand the organism's niche width, although

this correlation is not always recorded (Novosolov et al. 2017). It is possible, however, that lizards show changes in the category of microhabitat used between sites with a greater or lesser degree of modification (Pelegrin et al. 2013), which we identified in this study.

We corroborate the hypothesis of differences in microhabitat use classes between conserved and agricultural areas for some microhabitat use categories. In conserved areas, the microhabitat tree trunks were used more than in areas of agriculture, and in agricultural areas fence stake was used more than in conserved areas, for example. In urban areas, the preferential use of anthropogenic substrates has also been registered for this species (Andrade 2019), possibly due to changes in resource availability. Trees, for example, are less frequently found in agricultural areas, while anthropogenic microhabitats such as fence stakes and walls are found only in anthropogenic areas. The microhabitat most used in agricultural areas, fence stakes, are predominantly located on the edge of these environments. The assessment of how the interior of agricultural areas houses the *T. hispidus* contributes to understanding how large-scale agricultural crops can affect the survival of this species (Biaggini and Corti 2021).

In this study, we identified that agricultural land use can increase (Relictual Humid Forest and general analyses), or maintain (Caatinga *stricto sensu* and Cerrado *stricto sensu*), the abundance of the generalist lizard *Tropidurus hispidus*, even with the increase in disturbance level, in relation to conserved areas. As for helminth parasites, the heteroxenous species were more harmed by anthropization and the monoxenous species were more benefited. Although we have not identified a difference in the spatial niche amplitude between the different areas, we identified a distinct predominance of microhabitat use between areas, which may reflect the availability of resources between these different environments (agricultural area or conserved vegetation). In this way, we have broadened our knowledge on various aspects of the species' biology in response to agricultural land use, which contributed to a better understanding of how environmental disturbances affect ecological aspects of Neotropical generalist lizards.

Acknowledgments.—This study was supported by the Instituto Humanize (Data Collection and Processing) with support from Funbio, and in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001 (Scholarship). RWA was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Proc.305988/2018-2). CAPES, CNPq, and FUNCAP supported

the project “*Conservação da biodiversidade em nível de paisagem: mudanças climáticas e distúrbios antropogênicos*” (CNPQ / ICMBIO / FAPs nº 18/2017 - process nº 421350 / 2017-2), responsible for financing data collection. We thank the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio for the collect licenses (nº 72762, 29613 and 68031-1), as well as the managers and employees of the Aiuaba Ecological Station, Sete Cidades National Park, and Ubajara National Park Protected Areas for their logistical support. We thank the UVA (CHUVA) and UFC (NUROF) herpetology laboratories members for supporting data collection.

LITERATURE CITED

- Albuquerque, R.L., A.S. Protázio, L.B.Q. Cavalcanti, L.C.S. Lopez, and D.O. Mesquita. 2018. Geographical Ecology of *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) and *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) in a Neotropical Region: A Comparison among Atlantic Forest, Caatinga, and Coastal Populations. *Journal of Herpetology* 52(2):145–155.
- Anderson, C. 2000. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission. Cab International, Wallingford, UK.
- Anderson, R.C., A.G. Chabaud, and S. Willmon. 2009. Keys to the nematode parasites of vertebrates. Cab international, London.
- Andrade, A.C. 2019. Metropolitan lizards? Urbanization gradient and the density of lagartixas (*Tropidurus hispidus*) in a tropical city. *Ecology and Evolution*. 10(2). <https://doi.org/10.1002/ece3.5518>.
- Anjos, L.A., R.W. Ávila, S.C. Ribeiro, W.O. Almeida, and R.J. Silva. 2012. Gastrointestinal nematodes of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) from a semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Helminthology* 81:443–449.
- Ávila, R.W., F.L. Souza, and R.J. Silva. 2010. Helminth from seven species of lizards (Reptilia: Squamata) at the Cerrado of Mato Grosso do Sul State, Brazil. *Comparative Parasitology* 77:67–71.
- Ávila, R.W., M.W. Cardoso, F.H. Oda, and R.J. Silva. 2011. Helminth from Lizards (Reptilia: Squamata) at the Cerrado of Goiás State, Brazil. *Comparative Parasitology* 78:120–128.
- Becker, D.J., D.G. Streicker, and S. Altizer. 2015. Linking anthropogenic resources to wildlife-pathogen dynamics: a review and meta-analysis. *Ecology Letters* 18(5):483–495. 10.1111/ele.12428.
- Biaggini, M., and C. Corti. 2021. Occurrence of lizards in agricultural land and implications

- for conservation. *Herpetological Journal* 31:77–84. <https://doi.org/10.33256/31.2.7784>.
- Brito, S.V., G. Corso, A.M. Almeida, F.S. Ferreira, W.O. Almeida, L.A. Anjos, D.O. Mesquita, and A. Vasconcellos. 2014. Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards determine the composition of their endoparasites in the semiarid Caatinga of Northeast Brazil. *Parasitology Research*. 113:3963–3972.
- Bursey, C.R., C.F. Rocha, V.A. Menezes, C.V. Ariani, and D. Vrcibradic. 2010. New species of Oochoristica (Cestoda; Linstowiidae) and other endoparasites of *Trachylepis atlantica* (Sauria: Scincidae) from Fernando de Noronha Island, Brazil. *Zootaxa* 54:45–54.
- Bush, A.O., K.D. Lafferty, J.M. Lotz, and A.W. Shostak. 1997. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis et al. Revisited. *The Journal of Parasitology* 83(4):575–583.
- Caldas, F.L., A.A. Garda, L.Q.B. Cavalcanti, E. Leite-Filho, R.G. Faria, and D.O. Mesquita. 2019. Spatial and Trophic Structure of Anuran Assemblages in Environments with Different Seasonal Regimes in the Brazilian Northeast Region. *Copeia* 107(3):567–584.
- Canning, A.D., R.G. Death, and E.M. Gardner. 2017. The effect of forest canopy and flood disturbance on New Zealand stream food web structure and robustness. *Austral Ecology* 43(3):1–7.
- Castro D.P., J.F.M. Rodrigues, M.J. Borges-Leite, D.C. Lima, and D.M. Borges-Nojosa. 2019. Anuran diversity indicates that Caatinga relictual Neotropical forests are more related to the Atlantic Forest than to the Amazon. *PeerJ* 6, e6208.
- Cefanol. [package insert]. Sipcam Nichino Brasil S.A. Uberaba. 2020.
- Cyprin Prime. [package insert]. Tagros Brasil Comércio de produtos Químicos LTDA. Cotia. 2021.
- Des Roches, S., J.M. Robertson, L.J. Harmon, and E.B. Rosenblum. 2011. Ecological release in White Sands lizards. *Ecology and Evolution* 1:571–578.
- Ellis, E.C., K.K. Goldewijk, S. Siebert, D. Lightman, and N. Ramankutty. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology & Biogeography Letters* 19:589–606.
- Fernandes, B.M.M., and A. Kohn. 2014. South American trematodes parasites of amphibians and reptiles. Oficina de Livros, Rio de Janeiro.
- Flores L.M.A., L.R.S. Zanette, and F.S. Araujo. 2017. Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees e wasps in a semiarid neotropical conservation area. *Biodiversity and Conservation* 27:311–328.
- Galdino, C.A.B., R.W. Ávila, C.H. Bezerra, D.C. Passos, G.C. Melo, and D. Zanchi-Silva.

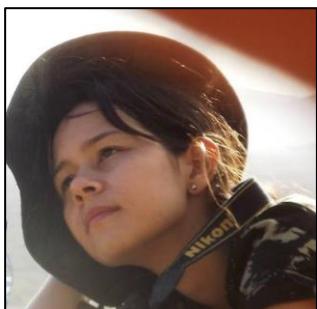
2014. Helminth Infection Patterns in a Lizard (*Tropidurus hispidus*) Population from a Semiarid Neotropical Area: Associations Between Female Reproductive Allocation and Parasite Loads. *Journal of Parasitology* 100(6):864–867.
- Garcia Neto, P.G., A.J. Nowakowski, A.F.C. Silva, O.C.C. Oliveira, R.N.M Guerra, and G.V. Andrade. 2020. Leukocyte profiles of two Neotropical anuran species affected by anthropogenic habitat alteration. *Animal Conservation* 23(5). <https://doi.org/10.1111/acv.12564>
- Garda, A.A., M.G. Stein, R.B. Machado, M.B. Lion, F.A. Juncá, and M.F Napoli. 2017. Ecology, Biogeography, and Conservation of Amphibians of the Caatinga. Pp. 133–149 In the Largest Tropical Dry Forest Region in South America. Silva, J.M.C., I.R. Leal, and M. Tabarelli. (Eds.). Springer, Cham.
- Gibson, D.I., A. Jones, and R.A. Bray. 2002. Keys to the Trematoda, Volume 1. Cabi International and London. The Natural History Museum, London.
- Gonçalves-Sousa, J.G., D.O. Mesquita, and R.W. Ávila. 2019. Structure of a Lizard Assemblage in a Semiarid Habitat of the Brazilian Caatinga. *Herpetologica* 75(4):301–314.
- Gonthier, D., J. Ennis, S. Farinas, Hsun-Yi Hsieh, A.L. Iverson, P. Batáry, J. Rudolphi, and T. Tscharntke. 2014. Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20141358.
- Hamilton, W.D., and M. Zuk. 1982. Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites? *Science New Series* 218:384–387.
- Hansen, A.C., A.E. Glassmire, L.A. Dyer, and A.M. Smilanich. 2017. Patterns in parasitism frequency explained by diet and immunity. *Ecography* 40:803–805.
- Herrmann, N.C., J.T. Stroud, and J.B. Losos. 2020. The Evolution of “Ecological Release” into the 21st Century. *Trends in Ecology & Evolution*. 36(3). doi:10.1016/j.tree.2020.10.019.
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. Perfil básico Municipal – Aiuaba 2017.
http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Aiuaba.pFD.
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. Perfil básico Municipal – Frecheirinha 2017.
http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Frecheirinha.pFD.
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. Perfil básico Municipal – Ubajara 2017.

- http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2017/Ubajara.pFD.
- Kelehear, C., G.P. Brown, and R. Shine. 2011. Influence of lung parasites on the growth rates of free-ranging and captive adult cane toads. *Oecologia* 165(3):585–592.
- Kelehear, C., G.P. Brown, and R. Shine. 2012. Rapid evolution of parasite life history traits on an expanding range-edge. *Ecology Letters* 15(4):329–337.
- King, K.C., J.D. McLaughlin, M. Boily, and D.J. Marcogliese. 2010. Effects of agricultural landscape and pesticides on parasitism in native bullfrogs. *Biological Conservation* 143(2): 302–310. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.011>.
- King, K.C., J.D. McLaughlin, A.D. Gendron, B.D. Pauli, I. Giroux, B. Rondeau, M. Boily, P. Juneau, and D.J. Marcogliese. 2007. Impacts of agriculture on the parasite communities of northern leopard frogs (*Rana pipiens*) in southern Quebec, Canada. *Parasitology* 134:2063–2080. <https://doi.org/10.1017/S0031182007003277>.
- Kolodiuk, M.F., L.B. Ribeiro, and E.M.X. Freire (2009) The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia* 26(3):581–585.
- Lafferty, K.D. 1997. Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment? *Parasitology Today* 13(7):251–255.
- Leal, I.R., J.M.C. Silva, M. Tabarelli, and T.E. Jr Lacher. 2005. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 19:701–706.
- MacGregor-Fors, I., J. Quesad, J.G.H Lee, and P.J. Yeh (2017) Space invaders: House Sparrow densities along three urban-agricultural landscapes. *Avian Conservation and Ecology* 12(2). doi: 10.5751/ACE-01082-120211.
- Madelaire, C.B., R.J. da Silva, and F.R. Gomes. 2013. Calling Behavior and Parasite Intensity in Treefrogs, *Hypsiboas prasinus*. *Journal of Herpetology* 47(3):450–455.
- Marcogliese, D.J., K.C. King, H.M. Salo, M. Fournier, P. Brousseau, P. Spear L. Champoux, J. D. McLaughlin, and M. Boily. 2009. Combined effects of agricultural activity and parasites on biomarkers in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Aquatic Toxicology* 9:126–134.
- Marques, P.S., L.R. Manna, T.C. Frauendorf, E. Zandonà, R. Mazzoni, and R. El-Sabaawi. 2020. Urbanization can increase the invasive potential of alien species. *Journal of Animal Ecology*. 89(10). <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13293>
- Mckenzie, V.J. 2007. Human land use and patterns of parasitism in tropical amphibian hosts.

- Biological Conservation 137(1):102–116.
- McKenzie, V.J., and A.R. Townsend. 2007. Parasitic and infectious disease responses to changing global nutrient cycles Ecohealth 4:384–396.
- Medeiros, J.F, and L.A. Cestaro. 2019. As diferentes abordagens para definir brejos de altitude, áreas de exceção do nordeste brasileiro. Sociedade e Território. 31(2):97–119.
- Mesquita, D.O., G.C. Costa, A.A. Garda, and F.R. Delfim. 2017. Species Composition, Biogeography, and Conservation of the Caatinga Lizards. Pp 133–149 In the Largest Tropical Dry Forest Region in South America. Silva, J.M.C., I.R. Leal, and M. Tabarelli. (Eds.) Springer, Cham.
- Moro, M.F., M.B. Macedo, M.M. Moura-Fé, A.S.F. Castro, and R.C. Costa. 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. Rodriguésia 66:717–743. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566305>.
- Novosolov, M., G. H. Rodda, A.M. Gainsbury, and S. Meiri. 2017. Dietary niche variation and its relationship to lizard population density. Journal of Animal Ecology 87(1):285–292. doi:10.1111/1365-2656.12762
- Pelegrin, N., J.M. Chani, Echevarria A.L., and Bucher E.H. 2013. Habitat degradation may affect niche segregation patterns in lizards. Acta Oecologica 51:82–87.
- Petren, K., and T.J. Case. 1998. Habitat structure determines competition intensity e invasion success in gecko lizards. Proceedings of the National Academy of Sciences 95:11739–11744. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.20.11739>.
- Portela, A.A.B., T.G. dos Santos, and L.A. dos Anjos. 2020. Changes in land use affect anuran helminth in the South Brazilian grasslands. Journal of Helminthology 94:e206: 1–11. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000905>.
- Prado, D. 2003. As caatingas da América do Sul. Pp 3–73 In Leal, I.R., M. Tabarelli, and J.M.C. Silva (Eds). Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária da UFPE, Recife.
- Ribeiro-Júnior, M.A. 2015. Catalogue of distribution of lizards (Reptilia: Squamata) from the Brazilian Amazonia. I. Dactyloidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Leiosauridae, Polychrotidae, Tropiduridae. Zootaxa 3983:1–110.
- Ritchie, H., and M. Roser. 2013. Land Use. Published online at OurWorldInData.org. <https://ourworldindata.org/land-use>.
- Rogan, J.E., and T.E. Lacher. 2018. Impacts of Habitat Loss and Fragmentation on Terrestrial Biodiversity. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences.

- 10.1016/b978-0-12-409548-9.10913-3.
- Santos, A.M.M., D.R. Cavalcanti, J.M.C. Silva, M. Tabarelli. 2007. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* 34(3):437–446.
- Santos, F.A. 2018. Análise Integrada da Paisagem em Trabalho de Campo no Parque Nacional de Sete Cidades (PI). *Geografia* 27(1):103–119. <https://doi.org/10.5433/2447-1747/2018.v27n1p103>.
- Santos, L.A.C., S.C. Miranda, and C.M.S. Neto. 2020. Fitofisionomias do Cerrado *stricto sensu*: definições e tendências. *Élisée - Revista de Geografia da UEG* 9(2): e922022.
- Scott, D.M., D. Brown, S. Mahood, B. Delton, A. Silbum, and F. Rakotondraparany. 2006. The impacts of forest clearance on lizard, small mammal e bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. *Biological Conservation* 127:72–87. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.07.014>.
- Scott, N.J., M.L. Crump, B.L. Zimmerman, R.G. Jaeger, R.F. Inger, P.S. Corn, B.D. Woodward, C.K. Dodd, D.E. Scott, H.B. Shaffer, R.A. Alford, S.J. Richards and R Altig. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring. Pp. 74–141 In Heyer, W.R. (Ed.). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Biological diversity handbook series*, Smithsonian Institution Press, Washington.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163(4148), 688–688.
- Sutton, W.B., Y. Wang, C.J. Schweitzer, and D.A. Steen. 2014. Lizard microhabitat e microclimate relationships in southeastern pine-hardwood forests managed with prescribed burning e thinning. *ForScience* 60:180–190. <https://doi.org/10.5849/forsci.11-076>.
- QGIS Development Team (2019). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team (2021) R: a language e environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing. Austria, Vienna. <http://www.R-project.org>.
- Rêgo, A.A., and H.N Ibáñez. 1965. Duas novas espécies de Oochoristica, parasitas de lagartixas do Peru: (Cestoda, Anoplocephalidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 63:67–73.
- Ribeiro L.B., and E.M. Freire. 2011. Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a Caatinga area of northeastern Brazil. *Iheringia Série Zoologia* 101:225–32.
- Silva, L.A.F., P.S. Manoel, V.S. Uieda, R.W. Ávila, and R.J. Da Silva. 2019. Spatio-temporal

- variation in diet and its association with parasitic helminth in *Ameivula pyrrhogularis* (Squamata: Teiidae) from northeast Brazil. *Herpetological Conservation and Biology* 14:325–336.
- Thawley, C.J., H.A. Moniz, A.J. Merritt, A.C. Battles, S.N. Michaelides, and J.J. Kolbe. 2019. Urbanization affects body size and parasitism but not thermal preferences in *Anolis* lizards. *Journal of Urban Ecology* 5:juy031. <https://doi.org/10.1093/jue/juy031>
- Veloso A., E.V.S.B Sampaio, A.M. Giulietti, M.R.V. Barbosa, A.A.J.F. Castro, L.P. Queiroz, A. Fernandes, D.C. Oren, L.A. Cestaro, A.J.E. Carvalho, F.G.C. Pareyn, F.B.R. Silva, E.E. Miranda, S. Keel, and R.S. Gondin. 2002. Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga. Instituto de Conservação Ambiental, The Nature Conservancy do Brasil. Associação Plantas do Nordeste, Aldeia, BR.
- Vicente, J.J., H.O. Rodrigues, D.C. Gomes, and R.M. Pinto. 1993. Nematoides do Brasil. Parte III: Nematoides de Répteis. *Revista Brasileira de Zoologia* 10(1):19–168.
- Vitt, L.J. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 1:1–29.
- Werneck, F.P., G.R. Colli, and L.J. Vitt. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology* 34(1):97–115.
- Werner, C.S., and C.L. Nunn. 2020. Effect of urban habitat use on parasitism in mammals: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287:20200397. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.0397>.



ANA CAROLINA BRASILEIRO is a graduate in Biological Sciences at the Universidade Estadual Vale do Acaraú; a Master in Science; and, currently, a Ph.D student at the Graduate Program in Ecology and Natural Resources of the Universidade Federal do Ceará, Brazil. Her areas of interest are herpetology, ecology, and animal behavior. (Photographed by Frede Lima-Araujo)



ELVIS FRANKLIN FERNANDES DE CARVALHO is a graduate in Biological Sciences at the Universidade Estadual Vale do Acaraú, Sobral, Brazil (2014). He is a Master in Science (2019), and, currently, he is a Ph.D student at the Graduate Program in Ecology and Natural Resources of the Universidade Federal do Ceará, Brazil. Elvis studies ecological relationships between helminth parasites and reptile hosts.

(Photographed by Elvis Franklin Fernandes de Carvalho)



ROBSON W. ÁVILA earned a Ph.D. in Biology at the Julio de Mesquita Filho State University (UNESP), Brazil. He has been working at the Federal University of Ceará, in Fortaleza, Brazil, since 2019 as a zoology teacher. He also works with research in herpetology and helminth associated with amphibians and reptiles. (Photographed by Robson W. Ávila)

Tables

TABLE 1. Environmental descriptors of the studied areas. Rainfall and altitude refer to the annual average. Rain. - rainfall, Alt. - Altitude. UNP - Ubajara National Park; AES - Aiuba Ecological Station; SCNP - Sete Cidades National Park. Sources: Ipece Aiuba (2017), Ipece Freicheirinha (2017), Ipece Ubajara (2017), Santos (2018).

Research area	Phytphysiognomies	Rain. (mm)	Alt. (a.s.l)
UNP surroundings	Relictual Humid Forest	1483.5	847.5
UNP surroundings	Caatinga <i>sensu stricto</i>	1139.2	121
AES surroundings	Caatinga <i>sensu stricto</i>	568.4	466
SCNP surroundings	Cerrado <i>sensu stricto</i>	1337	100 - 280

TABLE 2. Results of abundance (GLMM) and prevalence (Z Test) analyses of parasites between conserved and agricultural areas. MON – Monoxenous; HET – Heteroxenous.

General Analysis	Abundance			Prevalence	
	<i>Estimate</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>X²</i>	<i>P</i>
Heteroxenous	-0.74	-5.12	<0.001	8.6	0.001
Monoxenous	0.9	9.87	<0.001	4.8	0.01
Analysis by species					
<i>Parapharyngodon largitor</i> (MON)	-0.87	-5.11	<0.001	3.7	0.03
<i>Physaloptera lutzi</i> (HET)	0.7	6.08	<0.001	4.2	0.01
<i>Strongyluris oscari</i> (HET)	1.34	7.85	<0.001	4.9	0.01

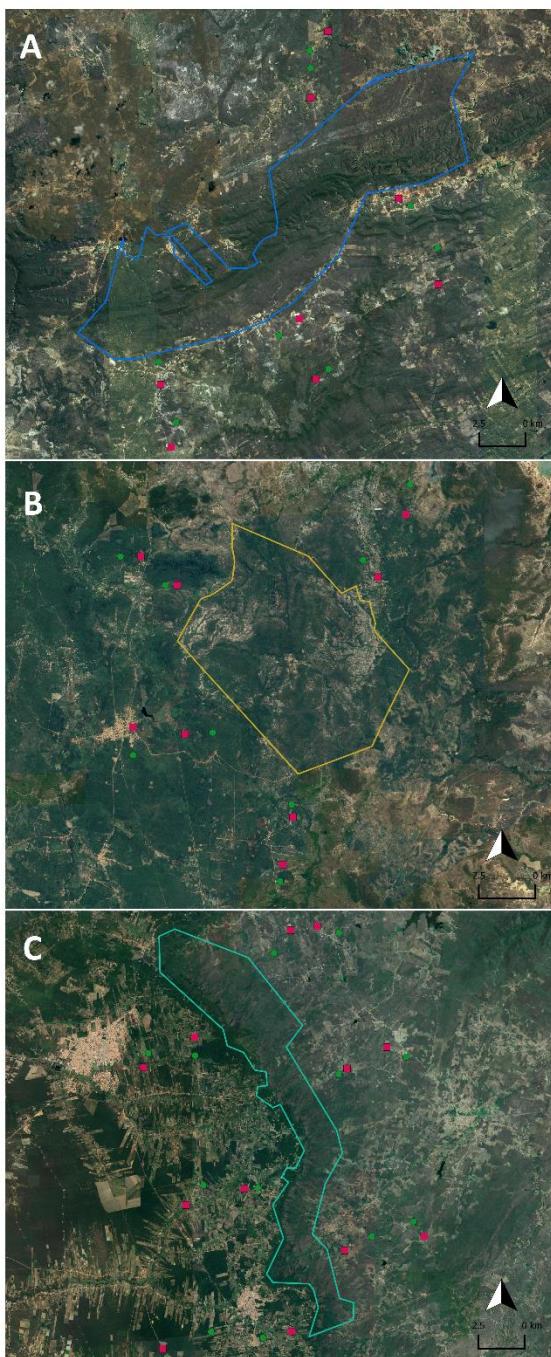
Figures

FIGURE 1. Sampling points in different study areas. Surroundings of Aiuba Ecological Station (A), Surroundings of Sete Cidades National Park (B), Surroundings of Ubajara National Park (C). Green circles – Conserved areas, pink square – Agricultural areas.

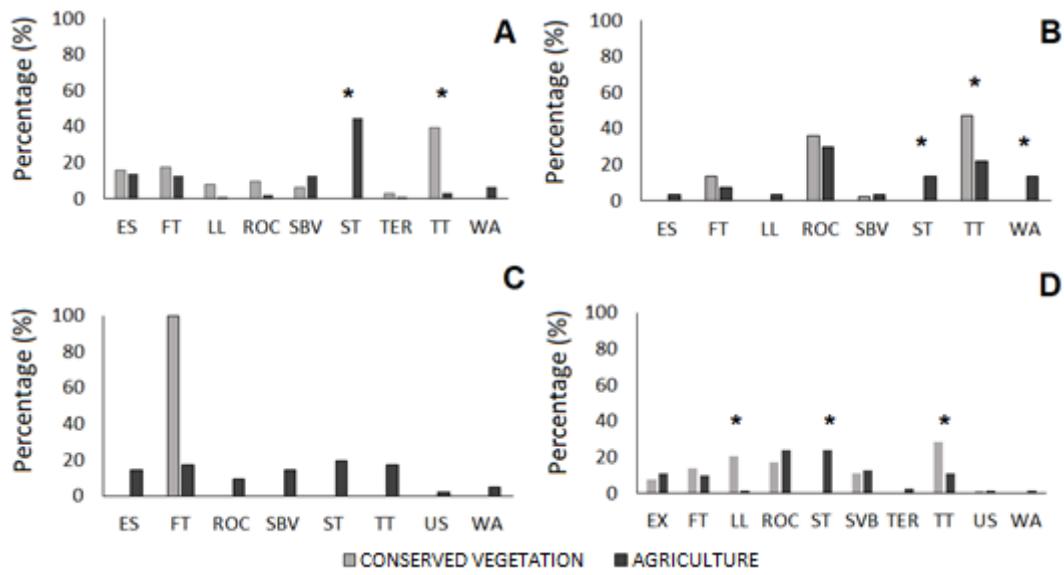


FIGURA 2. Microhabitat categories used by *Tropidurus hispidus* between the study areas in environments of conserved vegetation and agriculture. (A) Caatinga *sensu stricto* (AES Surroundings), (B) Caatinga *sensu stricto* (UNP Surroundings), (C) Relictual Humid Forest (UNP Surroundings), (D) Cerrado *sensu stricto* (SCNP Surroundings). ES – Exposed soil, FT - Fallen trunk, LL – Leaf litter, ROC – Rock, SBV – Soil between vegetation, ST – fence stake, TER – termite nest, TT – tree trunk, WA – wall. * - Indicates the difference between conserved and agricultural areas in microhabitat use.

APPENDICES

APPENDIX TABLE. Parasite composition registered in *Tropidurus hispudus* by disturbance level. Ag – Agricultural areas; Con – Conserved vegetation; MA – mean abundance; PR – prevalence (%); RHF – Relictual Humid Forest.

Parasite/Life cycle	<i>Caatinga sensu stricto</i> (UNP)				<i>Caatinga sensu stricto</i> (AES)				<i>Cerrado sensu stricto</i> (SCNP)				<i>RHF</i> (UNP)	
	Ag (n = 16)		Con (n = 14)		Ag (n = 28)		Con (n = 24)		Ag (n = 22)		Con (n = 11)		Ag (n = 13)	
	MA	PR	MA	PR	MA	PR	MA	PR	MA	PR	MA	PR	MA	PR
ACANTHOCEPHALA (cystacanths)														
<i>Centrorhynchus</i> sp. (HETEROXENOUS)	0.06±0.2 5	5.8 (0-1)	-	-	-	-	-	-	0.041±0. 21	4.5 (0-1)	-	-	-	-
CESTODA														
<i>Oochoristica</i> sp1. (HETEROXENOUS)	-	-	-	-	-	-	-	-	0.041±0. 21	4.5 (0-1)	-	-	-	-
<i>Oochoristica</i> sp2. (HETEROXENOUS)	-	-	-	-	-	-	-	0.04±0.2 (0-1)	4.2	-	-	-	-	-
<i>Oochoristica</i> cf. <i>travassosi</i> (HETEROXENOUS)	0.12±0.5 (0-2)	5.8	-	-	0.03±0.18 (0-1)	3.5	0.12±0.3 (0-1)	8.3	0.04±0.2 1	4.5 (0-5)	0.45±1.5 (0-1)	9	-	-
<i>Oochoristica</i> cf. <i>vanzolini</i> (HETEROXENOUS)	-	-	-	-	0.07±0.26 (0-1)	7.1	0.16±0.6 3	12.5	-	-	-	-	-	-

															(0-3)
NEMATODA															
<i>Falcaustra</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.18±0.6	9	-
(HETEROXENOUS)															(0-2)
<i>Oswaldoocruzia</i> sp.	0.37±1.0	11.7	0.2±0.4	21.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
(MONOXENOUS)	2		2	4											-
	(0-3)		(0-1)												-
<i>Parapharyngodon largitor</i>	4.25± 6.8	70.5	0.5±0.8	35.	1.7±2.7	46.4	1.58±3.3	33.3	0.45±0.9	22.	0.18±0.6	9	3.3±4.	46.1	
(MONOXENOUS)	(0-27)		5 (0-3)	7	(0-11)		(0-14)		1	7	(0-2)			6	
															(0-13)
<i>Parapharyngodon</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2±3.9	18.	-	-	-	-
<i>sceleratus</i>										(0-18)	1				-
(MONOXENOUS)															-
<i>Physaloptera lutzi</i>	1.87±2.6	52.9	4±10.5	50	2.6±5.9	57.1	4.5±5.1	75	0.8±1.7	22.	6.09±16.	27.3	-	-	-
(HETEROXENOUS)	(0-9)		(0 – 40)		(0-15)		(0-16)		(0-5)	7	4				(0-55)
<i>Rhabdias</i> sp.	0.06±0.2	5.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
(MONOXENOUS)	5														
	(0-1)														-
<i>Skrjabinellazia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	0.04±0.2	4.2	-	-	-	-	-	-
(HETEROXENOUS)								(0-1)							-

5 CONCLUSÃO

Nesta tese analisamos como mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e no uso do solo para agricultura afetam a diversidade taxonômica e funcional de lagartos em diferentes tipos de vegetação no domínio Caatinga. Também investigamos como a diversidade beta é afetada e se existe homogeneização biótica em escala regional. Por fim avaliamos como uma espécie de lagarto generalista é afetado em alguns aspectos ecológicos por estas mudanças. Identificamos que algumas métricas, como equitabilidade (redução mais frequente em estágios mais precoces de regeneração e áreas agrícolas) e abundância (aumento mais frequente em estágios mais precoces de regeneração e áreas agrícolas) respondem às mudanças similarmente entre diferentes tipos de vegetação. Deste modo podemos concluir que taxocenoses sobre intenso uso do solo tendem a ter uma distribuição mais desigual na abundância das espécies e que esta abundância tende a aumentar por um acréscimo desigual entre as espécies, sendo maior em espécies bem adaptadas à degradação ambiental, como foi o caso de *A. pyrrhogularis*.

Registraramos um padrão divergente para a riqueza de espécies entre os diferentes tipos de vegetação, com uma redução em uma das áreas de Caatinga e aumento na Floresta Úmida Relictual em áreas de agricultura. A primeira ocorreu possivelmente pela perda de espécies arborícolas como *L. klugei* e *H. brasilianus* e a segunda foi marcada por uma intensa substituição de espécies, levando à perda de espécies endêmicas (*E. bibronii*) e relictuais (*C. nigropunctatum* e *N. fuscoauratus*) e ao acréscimo de espécies generalistas e amplamente distribuídas (e.g. *A. pyrrhogularis*, *A. ameiva* e *T. hispidus*). Deste modo, identificamos que tanto a perda de espécies como o acréscimo podem ser um indicativo de impacto ambiental e reforçamos a necessidade de se avaliar outras métricas, que não apenas a riqueza de espécies em isolado, para inferir o efeito de impactos ambientais.

Registraramos mudanças na dissimilaridade de espécies entre áreas preservadas e áreas de agricultura na Caatinga e em todos os estágios de regeneração da vegetação nativa na Floresta Úmida Relictual. Isso demonstra que na Caatinga é necessário um maior nível de distúrbio para gerar mudanças significativas na composição de espécies, e que na Floresta Úmida Relictual essa mudança ocorreu mesmo em estágios mais avançados de regeneração da vegetação nativa. Não registramos mudanças no Cerrado. O Cerrado é um ambiente naturalmente aberto, que sofre com a ação do fogo, e no caso desta área de estudo trata-se de um ambiente marginal, em contato com a Caatinga. Assim, devido a estes aspectos de tensão é possível que as espécies sejam menos afetadas por mudanças ambientais, devido as alterações

pretéritas já sofridas. Entretanto, no Cerrado também registramos redução da equitabilidade com as mudanças no estágio de regeneração da vegetação nativa e uso do solo para agricultura, o que sugere que mesmo com a ausência de mudanças na composição e riqueza de espécies, áreas mais antropizadas são menos resistentes a alterações ambientais em função da menor equitabilidade.

Em escala regional registramos homogeneização taxonômica em áreas de agricultura e de vegetação secundária fechada, mas não registramos homogeneização funcional. A homogeneização taxonômica ocorre quando há um aumento na similaridade entre as espécies, assim áreas de mais intenso nível de uso do solo foram mais homogêneas mesmo entre diferentes tipos de vegetação que áreas de vegetação preservada. Esta perda de diversidade, entretanto, não foi acompanhada de homogeneização funcional, o que podemos atribuir a fatores como redundância funcional, mas que ainda precisam ser testados.

Por fim, identificamos mudanças em alguns aspectos ecológicos do lagarto generalista *Tropidurus hispidus* com o uso do solo para agricultura. Registraramos aumento da abundância em áreas agrícolas na análise regional e localmente, na Floresta Úmida Relictual. Nos demais tipos de vegetação, apesar de não haver aumento da abundância também não houve redução, o que sugere que esta espécie não é afetada negativamente em sua abundância em áreas agrícolas. Quanto ao parasitismo, identificamos um aumento de monoxênicos em áreas agrícolas e redução de heteroxênicos, o que demonstra que parasitos com diferentes tipos de ciclo de vida podem ser afetados diferentemente pela antropização. Acerca do uso do microhabitat, não identificamos mudanças concomitantes na largura do nicho espacial de *T. hispidus* com o uso do solo para agricultura, sugerindo que a espécie apresenta versatilidade no uso do microhabitat. Além disso, seu microhabitat preferencial pode variar, dependendo, possivelmente da disponibilidade deste recurso.

Esta tese contribui para o preenchimento de lacunas acerca de mudanças no estágio da vegetação nativa e uso do solo para agricultura em taxocenoses de lagartos, e englobando diferentes tipos de vegetação demonstra o quanto amplo estes padrões podem ser. Deste modo, abrangendo diferentes facetas da diversidade e análises em diferentes escalas esperamos colaborar com um panorama mais amplo acerca dos efeitos de impactos ambientais sobre a fauna.

REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, R. L.; PROTÁZIO, A. S.; CAVALCANTI, L. B. Q.; LOPEZ, L. C. S.; MESQUITA, D. O. Geographical Ecology of *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) and *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) in a Neotropical Region: A Comparison among Atlantic Forest, Caatinga, and Coastal Populations. **Journal of Herpetology**, [s.l.], v. 52, n. 2, p. 145–155, 2018.
- ALMEIDA, S. M.; LARISSA, C.; SILVA, M. R.; CARDOSO, P. V.; CERQUEIRA, L. J.; SANTOS, M. P. D. The effects of oil palm plantations on the functional diversity of Amazonian birds. **Journal of Tropical Ecology**, [s.l.], v. 32, n. 6, p. 510–525, 2016.
- ALMEIDA-GOMES, M.; ROCHA, C. F. D. Diversity and Distribution of Lizards in Fragmented Atlantic Forest Landscape in Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, [s.l.], v. 48, n. 3, p. 423–429, 2014.
- ANDRADE, A. C. Metropolitan lizards? Urbanization gradient and the density of lagartixas (*Tropidurus hispidus*) in a tropical city. **Ecology and Evolution**, [s.l.], v. 10, n. 2, p. 1–11, 2019. doi:10.1002/ece3.5518
- ANDRADE, E. M.; AQUINO, D. N.; CHAVES, L. C. G.; LOPES, F. B. Water as capital and its uses in the Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABERALLI, M. (Orgs.). **The largest tropical dry forest region in South America**. Cham, Germany: Springer Publishing Internacional, 2017. p. 281–302.
- ANJOS, L. A.; ÁVILA, R. W.; RIBEIRO, S. C.; ALMEIDA W. O.; SILVA, R. J. Gastrointestinal nematodes of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) from a semi-arid region of north-eastern Brazil. **Journal of Helminthology**, [s.l.]v. 87, n. 4, p. 443–449, 2013.
- ARAUJO, H. F. P.; SILVA, J. M. C. The Avifauna of the Caatinga: Biogeography, Ecology, and Conservation. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABERALLI, M. (Orgs.). **The largest tropical dry forest region in South America**. Cham, Germany: Springer Publishing Internacional, 2017. p. 181–210.
- ARNAN, X.; CERDÁ, X.; RODRIGO, A. Do forest fires make biotic communities homogeneous or heterogeneous? Patterns of taxonomic, functional, and phylogenetic ant beta diversity at local and regional landscape scales. **Frontiers in Forests and Global Change**, [s.l.], v. 3, n. 67, 2020. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00067>
- ÁVILA, R.; SILVA, R. Checklist of helminth from lizards and amphisbaenians (Reptilia, Squamata) of South America. **Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases**, [s.l.], v. 16, n. 4, p. 543–572, 2010.
- BAZZAZ, F. A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. **Ecology**, Washington, v. 56, n. 2, p. 485–488, 2008.
- BELL, K. E.; DONNELLY, M. A. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs e lizards in northeastern Costa Rica. **Conservation Biology**, [s.l.], v. 20, p.1750–

1760, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00522.x>

BERRIOZABAL-ISLAS, C.; BADILLO-SALDAÑA, L. M.; RAMÍREZ-BAUTISTA, A.; MORENO, C. E. Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the pacific coast of Mexico. **Tropical Conservation Science**, [s.l.], v. 10, , p. 1–11, 2017.

BEUCHLE, R.; GRECCHI, R. C.; SHIMABUKURO, Y. E.; SELIGER, R.; EVA, H. D.; SANO, E.; ACHARD, F. Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. **Applied Geography**, [s.l.], v. 58, p.116–127, 2015.

BISWAS, S. R.; MALLIK, A. U. Disturbance effects on speciesdiversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. **Ecology**, Washington, v. 91, p. 28–35, 2010.

BOOTH, B. D.; SWANTON, C. J. 2002. Assembly theory applied to weed communities. **Weed Science**, [s.l.], v. 50, p. 2–13.

CANNING, A. D.; DEATH, R. G.; GARDNER, E. M. The effect of forest canopy and flood disturbance on New Zealand stream food web structure and robustness. **Austral Ecology**, Melbourne, v. 43, n. 3, p. 1–7, 2017.

CHAPIN III, F. S.; ZAVALETA, E. S.; EVINER, V. T.; NAYLOR, R. L.; VITOUSEK, P. M.; REYNOLDS, H. L.; HOOPER, D. U.; LAVOREL, S.; SALAI, O. E.; HOBBIE, S .E.; MACK, M. C.; CHAPIN III, S . D.; STUART, F. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, Basingstoke, v. 405, p. 234–242, 2000.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 9, n. 3, p. 93–103, 2009.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. (Eds.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p. 342–444.

ELLIS, E. C.; KLEIN, G. K.; SIEBERT, S.; LIGHTMAN, D.; RAMANKUTTY, N. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 19, p. 589–606, 2010.

ELTON, C. **Animal Ecology**. London: Sedgwick and Jackson, p. 1–15, 1927.

FLORES L. M. A.; ZANETTE L. R. S.; ARAUJO F. S. Effects of habitat simplification on assemblages of cavity nesting bees e wasps in a semiarid neotropical conservation area. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], v. 27, p. 311–328, 2018.

FLYNN, D. F. B.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B. T.; LIN, B. B.; SIMPSON, N.; MAYFIELD, M. M.; DECLERCK, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, n. 1, p. 22–33, 2009.

- GALDINO, C. A. B.; ÁVILA, R. W.; BEZERRA, C. H.; PASSOS, D. C.; MELO, G. C.; ZANCHI-SILVA, D. Helminth Infection Patterns in a Lizard (*Tropidurus hispidus*) Population from a Semiarid Neotropical Area: Associations Between Female Reproductive Allocation and Parasite Loads. **Journal of Parasitology**, [s.l.], v. 100, n. 6, p. 864–867, 2014.
- GLOR, R. E.; FLECKER, A. S.; BENARD, M. F.; POWER, A. G. Lizard diversity and agricultural disturbance in a Caribbean forest landscape. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], v. 10, p. 711–723, 2001.
- GRAHAM, J. H.; KRZYSIK, A. J.; KOVACIC D. A.; DUDA, J. J.; FREEMAN, D. C.; EMLEN, J. M.; ZAK, J. C.; LONG, H. R.; WALLACE, M. P.; CHAMBERLIN-GRAHAM, C.; NUTTER, J. P.; BALBACH, H. E. Species richness, evenness, e abundance of ants in disturbed landscapes. **Ecological Indicators**, [s.l.], v. 9, p. 866–877, 2009.
- GRINNEL, J. The niche-relationships of the California thrasher. **Auk**, California, v. 34, p. 427–433, 1917.
- HAUTIER, Y.; ISBELL, F.; BORER, E. T.; SEABLOOM, E. W.; HARPOLE, W. S.; LIND, E. M.; HECTOR, A. Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. **Nature Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 2, n. 1, p. 50–56, 2017. doi:10.1038/s41559-017-0395-0
- HEWITT J.; THRUSH, S.; LOHRER, A.; TOWNSEND, M. A latent threat to biodiversity: Consequences of small-scale heterogeneity loss. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], v. 19, p. 1315–1323, 2010. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9763-7>.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. New Jersey: Princeton University Press, 2001. 396p.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, Chicago, v. 93, p. 145–159, 1959.
- JANIAWATI, I. A. A.; KUSRINI, M. D.; MARDIASTUTI A. Structure and composition of amphibian communities in human modified landscape at Gianyar regency, Bali. **Journal of Indonesian History**, Bogor, v. 3, p. 27–35, 2015.
- JARED, C.; MAILHO-FONTANA, P. L.; MENDELSON, J.; ANTONIAZZI, M. M. Life history of frogs of the Brazilian semi-arid (Caatinga), with emphasis in aestivation. **Acta Zoologica**, [s.l.], v. 101, p. 302–310, 2020. <https://doi.org/10.1111/azo.12295>
- KARP, D. S.; ROMINGER, A. J.; ZOOK, J.; RANGANATHAN, J.; EHRLICH, P. R.; DAILY, G. C. Intensive agriculture erodes β-diversity at large scales. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, p. 963–970, 2012.
- KOLODIUK, M. F.; RIBEIRO, L. B.; FREIRE, E. M. X. The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. **Zoologia**, Curitiba, v. 26, n. 3, p. 581–585, 2009.
- LATAWIEC, A. E.; MILLS, M.; NAVÉ, A. G. *et al.* Natural regeneration and biodiversity: a

global meta-analysis and implications for spatial planning. **Biotropica**, Washington, v. 48, p. 844–855, 2016.

LEAL, I. R.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M.; LACHER JR., T. E. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade**, [s.l.], v. 1, p. 139–146, 2005.

LIANG, C.; YANG, G.; WANG, N.; FENG, G.; YANG, F.; SVENNING, J. C.; YANG, J. Taxonomic, phylogenetic and functional homogenization of bird communities due to land use change. **Biological Conservation**, Barking, v. 236, p. 37–43, 2019.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967. 215 p.

MACGREGOR-FORS, I.; QUESADA, J.; LEE, J. G. H.; YEH, P. J. Space invaders: House Sparrow densities along three urban-agricultural landscapes. **Avian Conservation and Ecology**, [s.l.], v. 12, n. 2, 2017. doi:10.5751/ace-01082-120211

MARCACCI, G.; WESTPHAL, C.; WENZEL, A.; RAJ, V.; NÖLKE, N.; TSCHARNTKE, T.; GRASS I. Taxonomic and functional homogenization of farmland birds along an urbanization gradient in atropical megacity. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 27, p. 4980–4994, 2021.

MASON, N. W. H.; MOUILLOT D.; LEE W. G.; WILSON J. B. Functional richness, functional evenness e functional divergence: the primary of functional components diversity. **Oikos**, Copenhagen, v. 111, p. 112–118, 2005.

MATUOKA, M. A.; BENCHIMOL, M.; ALMEIDA-ROCHA, J. M. DE; MORANTE-FILHO, J. C. Effects of anthropogenic disturbances on bird functional diversity: A global meta-analysis. **Ecological Indicators**, [s.l.], v. 116, 106471, 2020.

MESQUITA, D. O.; COSTA, G. C.; GARDA, A. A.; DELFIM, F. R. Species Composition, Biogeography, and Conservation of the Caatinga Lizards Caatinga. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (orgs.). **The largest tropical dry forest region in South America**. Springer Publishing Internacional: Cham, 2017. p. 133–149.

MORO, M. F.; MACEDO, M. B.; MOURA-FÉ, M. M.; CASTRO, A. S. F.; COSTA, R. C. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 3, p. 717–743, 2015.

MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON N. W.; BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in Ecology and Evolution**, [s.l.], v. 28, p. 167–177, 2013a.

MOUILLOT, D.; GRAHAM, N. A. J.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; BELLWOOD, D. R. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. **PLoS Biology**, [s.l.], v. 11, n. 5, 2013b.

OLMOS, F.; SILVA, W. A. G.; ALBANO, C. G. Aves em oito áreas de caatinga no Sul do Ceará e Oeste de Pernambuco, Nordeste do Brasil: composição, riqueza e similaridade. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 45, n. 14, p. 179–199, 2005.

PÄRTEL, M.; ZOBEL, M.; ZOBEL, K.; VAN DER MAAREL, E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. **Oikos**, Copenhagen, v. 75, p. 111–117, 1996.

PETCHEY, O. L. Integrating methods that investigate how complementary influences ecosystem functioning. **Oikos**, Copenhagen, v. 101, p. 323–330, 2003.

OUCHI-MELO, L. S.; MEYNARD, C.; GONÇALVES-SOUZA, T.; ROSSA FERES, D. C. Integrating phylogenetic and functional biodiversity facets to guide conservation: a case study using anurans in a global biodiversity hotspot. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], v. 27, p. 3247–3266, 2018.

PIANKA, E. R. On lizard species diversity: North American flatland deserts. **Ecology**, [s.l.], v. 48, p. 333–351, 1967.

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

PINCHEIRA-DONOSO, D.; BAUER, A. M.; MEIRI, S.; UETZ, P. Global taxonomic diversity of living reptiles. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 8, n. 3, p. 1–10, 2013.

PRADO, D. As caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Editora Universitária da UFPE: Recife, 2003. p. 3–73.

QUEIROZ, L. P.; CARDOSO, D.; FERNANDES, M. F.; MORO, M. F. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABERALLI, M. (Orgs.). **The largest tropical dry forest region in South America**. Springer Publishing Internacional: Switzerland, 2017. p. 23–63.

RIBEIRO, L. B.; FREIRE, E. M. Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a Caatinga area of northeastern Brazil. **Iheringia Série Zoologia**, Porto Alegre, v. 101, p. 225–232, 2011.

RIEMANN, J. C.; NDRIANTSOA, S. H.; RÖDEL M. O.; GLOS, J. Functional diversity in a fragmented landscape — Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. **Global Ecology and Conservation**, [s.l.], v. 10, p. 173–183, 2017.

ROSENFIELD, J. S. Functional redundancy in ecology e conservation. **Oikos**, Copenhagen, v. 98, p. 156–162, 2002. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>

SCOTT, D. M.; BROWN, D.; MAHOOD, S.; DELTON, B.; SILBUM, A.; RAKOTONDRAPARANY, F. The impacts of forest clearance on lizard, small mammal and bird communities in the arid spiny forest, southern Madagascar. **Biological Conservation**, Barking, v. 127, n. 1, p. 72–87, 2006.

SEKERCIOGLU, C. H. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. **Journal of Ornithology**, [s.l.], v. 153, p. 153–161, 2012. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0869-4>

SMART, S. M.; THOMPSON, K.; MARRS, R. H.; LEDUC M. G.; MASKELL, L. C.; FIRBANK, L. G. Biotic homogenization e changes in species diversity across human-modified ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 273, p. 2659–2665, 2006.

SOBERÓN, J.; PETERSON, A. T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. **Biodiversity Informatics**, [s.l.], v. 2, p. 1–10, 2005.

SONG, Y. A. C; WANGB, P.; LI, G. A. C.; ZHOU, D. Relationships between functional diversity e ecosystem functioning: A review. **Acta Ecologica Sinica**, [s.l.], v. 34, p. 85–91, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2014.01.001>

SPAAN, D., RAMOS-FERNÁNDEZ, G.; BONILLA-MOHENO, M.; SCHAFFNER, C. M.; MORALES-MÁVIL, J. E.; SLATER, K.; AURELI, F. Anthropogenic habitat disturbance and food availability affect the abundance of an endangered primate: a regional approach. **Mammalian Biology**, [s.l.], v. 100, p. 325–333, 2020. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00025-x>

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, Oxford, v. 17, p. 866–880, 2014. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>

SUAZO-ORTUÑO, I.; ALVARADO-DÍAZ, J.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. **Conservation Biology**, [s.l.], v. 22, p. 362–374, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00883.x>

SUBASINGHE, K. Biological and functional diversity of bird communities in natural and human modified habitats in Northern Flank of Knuckles Mountain Forest Range, Sri Lanka. **Biodiversitas, Journal of Biological Diversity**, [s.l.], v. 15, n. 2, p. 200–205, 2014.

TILMAN, D. Functional Diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, Saint Paul, v. 3, p. 109–120, 2001. <https://doi.org/10.1006/rwbd.1999.0154>

VALENCIA-AGUILAR, A.; CORTÉS-GÓMEZ, A. M.; RUIZ-AGUDELO, C. A. Ecosystem services provided by amphibians e reptiles in Neotropical ecosystems. **International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management**, London, v. 9, p. 257–272, 2013. <https://doi.org/10.1080/21513732.2013.821168>

VALIDO, A.; OLESEN, J. M. Frugivory e seed dispersal by lizards: A global review. **Frontiers in Ecology and Evolution**, [s.l.], v. 7, p. 1–12, 2019. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00049>

VILLÉGER, S.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. **Global Ecology and**

Biogeography, Oxford, v. 23, p. 1450–1460, 2014.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, [s.l.], v. 89, p. 2290–2301, 2008. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

VILLÉGER, S.; MIREA, J. R.; HERNÁNDEZ, F. D.; MOUILLOT, D. Contrasting changes in taxonomie vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. **Ecological Applications**, v. 20, p. 1512–1522, 2010.

VITT, L. J.; AVILA-PIRES, T. C.; CALDWELL, J. P.; OLIVEIRA, V. R. L. The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. **Conservation Biology**, [s.l.], v. 12, p. 654–664, 1998. <https://www.jstor.org/stable/2387247>

WALKUP, D. K.; LEAVITT, D. J.; FITZGERALD, L. A. Effects of habitat fragmentation on population structure of dune-dwelling lizards. **Ecosphere**, Washington, v. 8, p. 1–14, 2017.

WHITBECK, K. L.; OETTER, D. R.; PERRY, D. A.; FYLES, J. W. Interactions between macroclimate, microclimate, and anthropogenic disturbance affect the distribution of aspen near its northern edge in Quebec: Implications for climate change related range expansions. **Forest Ecology and Management**, [s.l.], v. 368, p. 194–206, 2016.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.013>