



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE
BIOLÓGICA

**O EFEITO DE GRADIENTES AMBIENTAIS DE ORDEM ESTRUTURAL E
CLIMÁTICA NA DISTRIBUIÇÃO DE LAGARTOS (SQUAMATA:
SPHAERODACTYLIDAE) AO LONGO DE UM INTERFLÚVIO NA AMAZÔNIA
OCIDENTAL**

RAFAELA DI PAULA LIRA BOMFIM

Manaus - Amazonas

2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE
BIOLÓGICA

**O EFEITO DE GRADIENTES AMBIENTAIS DE ORDEM ESTRUTURAL E
CLIMÁTICA NA DISTRIBUIÇÃO DE LAGARTOS (SQUAMATA:
SPHAERODACTYLIDAE) AO LONGO DE UM INTERFLÚVIO NA AMAZÔNIA
OCIDENTAL**

RAFAELA DI PAULA LIRA BOMFIM

ORIENTADOR: DR. IGOR LUIS KAEFER

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica da Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica.

Manaus - Amazonas

2016

L768e Lira Bomfim, Rafaela Di Paula
O efeito de gradientes ambientais de ordem estrutural e climática na distribuição de lagartos (SQUAMATA: SPHAERODACTYLIDAE) ao longo de um interflúvio na Amazônia Ocidental / Rafaela Di Paula Lira Bomfim. 2016
49 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Igor Luis Kaefer
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) - Universidade Federal do Amazonas.

1. gradientes ambientais. 2. répteis. 3. interflúvio. 4. Sphaerodactylidae. I. Kaefer, Igor Luis II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

Só se pode alcançar um grande êxito quando nos mantemos fiéis a nós
mesmos.

Friedrich Nietzsche

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela existência das pessoas citadas a seguir:

Ao meu orientador, Dr. Igor Luis Kaefer, por toda a atenção e disponibilidade oferecidas durante essa pesquisa, além dos ensinamentos, estímulos e paciência (que não deve ter sido pouca).

A todos os professores que ministraram aulas e palestras durante a Pós-Graduação, e que de alguma forma contribuíram para meu crescimento profissional e para meu aprendizado.

Ao professor Sérgio R. da Silva, que muito me ajudou nas análises estatísticas.

Aos meus colegas de curso, que facilitaram o caminho percorrido durante o primeiro ano de muitas disciplinas, discussões, milhões de artigos e resenhas pra ler e escrever. Desejo a todos muito sucesso, tanto no âmbito pessoal como profissional.

Aos meus queridos amigos da graduação, de uma turma que não era a minha, mas que eu emprestei pra mim, Samuel, Leonardo, Loren e Tássia, que foram fundamentais pra me ajudar a encarar o ano de 2015, que veio cheio de tribulações

Ao Daniel Lima, amigo que surgiu em 2015 durante uma tempestade e foi ficando até se tornar uma das pessoas por quem eu mais tenho estima. Obrigada por todos os empurrões.

À Caroline Lourenço, que me ajudou na revisão do abstract.

Ao pessoal do laboratório ECOAR, pelas reuniões e debates engrandecedores, e por todas as dicas durante as inúmeras prévias realizadas antes da qualificação e defesa.

Às pessoas do PPBio, pela disponibilidade em me ajudar a obter os dados de variáveis ambientais aqui utilizadas.

A Dra. Albertina Lima, por disponibilizar os dados de lagartos utilizados neste estudo.

Ao Geólogo do CRPM, Gilmar Honorato por toda a ajuda nesse mundo novo de análises de dados geográficos.

Aos professores que foram meus referis, tanto do plano como da dissertação, muito obrigada pela enorme contribuição para o aprimoramento deste trabalho. Agradecimento especial à professora Gislene Torrente-Vilara, que mesmo de longe, tem acompanhado meu desenvolvimento desde a época da monografia, sempre me dando dicas valiosas e me fazendo pensar além.

Aos professores que participaram da banca de qualificação, Dra. Cláudia Pereira de Deus, Dra. Cíntia Cornelius Frische e Dr. Fabrício Baccaro, por todas as sugestões durante a aula de qualificação e pela disponibilidade de tempo.

Aos professores da banca de Defesa pelos mesmos motivos citados acima.

À CAPES por ter me concedido a bolsa de mestrado, fornecendo o apoio financeiro necessário para este trabalho de pesquisa.

E por último, mas não menos importante, agradeço a toda a minha família, por terem me dado todas as condições físicas, mentais e econômicas para trilhar este caminho e por sempre estarem ao meu lado durante todas as minhas decisões. Essa conquista também é de vocês. Amo todos.

RESUMO

Tanto fatores físicos do ambiente quanto variáveis climáticas podem afetar a distribuição dos organismos de forma que cada espécie deverá mostrar uma posição ótima dentro de um determinado gradiente onde atinge máxima abundância. Nesse contexto, lagartos são excelentes modelos para investigações sobre o efeito do ambiente sobre a ocorrência e abundância de espécies, pois sua ecologia térmica e versatilidade no uso do ambiente fazem com que esses organismos respondam fortemente à heterogeneidade ambiental. Investigamos a distribuição de três espécies de lagartos Sphaerodactylidae (*Chatogekko amazonicus*, *Gonatodes humeralis* e *G. hasemani*) utilizando métodos de contagem ativos em 156 unidades amostrais dispostas em 14 módulos de amostragem em um transecto de cerca de 900 km ao longo do interflúvio entre os Rios Purus e Madeira, na Amazônia brasileira. O efeito de sete variáveis ambientais independentes entre si sobre a ocorrência e abundância de cada uma das espécies foi testado por meio de modelos de regressão logística e linear múltiplos, respectivamente. Observamos que fatores ambientais de ordem estrutural, especialmente relacionados à composição física do solo, foram importantes na distribuição local de espécies. Em nível regional, fatores climáticos, especialmente relacionados à variação em temperatura, exerceram papel preponderante. Os padrões de distribuição das espécies refletiram a heterogeneidade ambiental presente no interflúvio e apresentaram particularidades, sugerindo que as interações entre a história de vida de cada espécie e o ambiente moldam suas distribuições de forma idiossincrática.

ABSTRACT

Both environmental physical factors and climate variables can affect the distribution of organisms in such a way that each species should show an optimal position within a given gradient in which it reaches maximum abundance. In this context, lizards are excellent models for research on the effect of environment on the occurrence and abundance of species, because their thermal ecology and versatility in the use of the environment incite strong responses to environmental heterogeneity. We investigated the distribution of three species of Sphaerodactylidae lizards (*Chatogekko amazonicus*, *Gonatodes humeralis* and *G. hasemani*) using active counting methods in 156 sampling units arranged in 14 sampling modules in a transect of about 900 km along the interfluvium between the rivers Purus and Madeira, in Brazilian Amazonia. The effect of seven independent environmental variables on the occurrence and abundance of each species was tested using logistic regression models and multiple linear models, respectively. We observed that environmental factors of structural nature, especially related to the physical composition of the soil, were important in the local distribution of species. At the regional level, climatic factors, especially related to changes in temperature, exerted a critical role. The distribution patterns of species reflected the environmental heterogeneity present in the interfluvium and showed particularities, suggesting that the interactions between the life history of each species and the environment shape their distributions idiosyncratically.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – A) Principais fitofisionomias presentes no Interflúvio Purus-Madeira e entorno. Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (verde); Floresta Ombrófila Aberta de Terras Baixas com Palmeiras (amarelo); Florestas Aluviais (tons de azul) e Savanas ou Campos (magenta). Elaborado por Juliana Schietti; Fonte: IBGE/SIPAM – B) Ecorregiões do interflúvio Purus-Madeira propostas por Ximenes (2008), ratificando a heterogeneidade ambiental nesta unidade biogeográfica.

Figura 2 – Espécimes de *Chatogekko amazonicus* (a), *Gonatodes humeralis* (b) e *Gonatodes hasemani* (c). A e B retirados de Vitt *et al.*, 2008 e C retirado de Uetz (2010).

Figura 3 – Delineamento amostral utilizado no presente estudo. Foram amostrados 10 módulos com 10 parcelas cada no trecho da Rodovia (M1 à M11 exceto M8) e 4 módulos com 14 parcelas adjacentes ao Rio Madeira (M12 à M15). Cada parcela possui 250 m de comprimento e segue a curva de nível altitudinal. Fonte: PPBio (com modificações).

Figura 4 - Figura 4 - Abundância das três espécies utilizadas no estudo por módulo amostrado. Cam: *Chatogekko amazonicus*; Ghas: *Gonatodes hasemani* e Ghum: *Gonatodes humeralis*.

Figura 5 – Regressões parciais entre a abundância de *C. amazonicus* e A) Porcentagem de argila, B) Temperatura Média Anual (BIO1) e regressão logística com a ocorrência de *C. amazonicus* e a variável C) Porcentagem de Argila.

Figura 6 – Regressões parciais entre a abundância de *Gonatodes humeralis* e as variáveis A) Temperatura média anual (BIO1), B) Precipitação do trimestre mais quente, C) Precipitação média anual (BIO12), D) Porcentagem de argila, E) Distância da margem do módulo e regressão logística com a ocorrência de *G. humeralis* e a variável F) Porcentagem de argila.

Figura 7 – Regressões parciais entre a abundância de *G. hasemani* e A) Temperatura Média Anual (BIO1); B) Precipitação Média Anual (BIO12); C)

Precipitação do trimestre mais quente (BIO18) e D) Distância da margem do módulo.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Variáveis climáticas extraídas da base de dados WorldClim com suas respectivas siglas.

Tabela 2 - Valores de significância (p) das regressões de zero inflado com as variáveis climáticas. Regressões múltiplas com as variáveis estruturais e logísticas com todas as variáveis para cada espécie, onde Ghum (*Gonatodes humeralis*), Cam (*Chatogekko amazonicus*), Ghas (*Gonatodes hasemani*). Asterisco indica valores de p menores que 0,05.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xi
1. INTRODUÇÃO	13
2. METODOLOGIA	18
2.1 Área de estudo	18
2.2 Objetos do estudo	19
2.3 Delineamento amostral	20
2.4 Variáveis estruturais do ambiente	23
2.5 Variáveis climáticas	24
2.6 Análise de dados	26
2.6.1 Colinearidade entre variáveis ambientais	26
2.6.2 Abundância das espécies e variáveis ambientais estruturais	26
2.6.3 Abundância das espécies e variáveis ambientais climáticas	26
2.6.4 Ocorrência das espécies e variáveis ambientais	26
3. RESULTADOS	27
3.1 Estrutura da comunidade de lagartos Sphaerodactylidae	27
3.2 Efeito das variáveis ambientais sobre a abundância e distribuição das espécies	28
4. DISCUSSÃO	36
5. CONCLUSÕES	40
LITERATURA CITADA	41
APÊNDICE	48

1. INTRODUÇÃO

Variáveis estruturais são reconhecidas por interferirem na distribuição dos organismos (Pianka, 1973) determinando um ótimo ambiental ao longo de um gradiente de distribuição onde uma determinada espécie atinge sua máxima abundância (Terborgh, 1971). Essas variáveis são frequentemente representadas por fatores físicos do ambiente e também podem ter envolvimento na promoção de processos de especiação ecológica na ausência de alopatria (Doebeli & Dieckmann, 2003). Isso se deve ao fato de que a adaptação local ao longo de um gradiente ambiental aumenta o grau de dependência em interações ecológicas espacialmente localizadas e, portanto, aumenta a probabilidade de que essas interações gerem seleção disruptiva (Endler, 1977).

Entretanto, não apenas os fatores físicos do habitat são relevantes para prever a distribuição de espécies. É amplamente aceito que a distribuição de organismos também pode ser limitada pelas suas tolerâncias fisiológicas a fatores climáticos (Woodward & Williams, 1987; Isaak & Rieman, 2013). Com isso, as espécies devem responder às mudanças do clima de acordo com suas distribuições ao longo desse tipo de gradiente (Karr & Freemark, 1983). Assim, o uso de variáveis climáticas vem ganhando cada vez mais importância na predição da distribuição das espécies em resposta às mudanças climáticas globais (Guisan et al., 2003; Costa et al., 2008, Rutschmann et al., 2016) e também para a determinação de como a biota pode responder à variabilidade ambiental.

Répteis são excelentes modelos para investigações sobre o efeito do ambiente na distribuição de espécies, pois são especialmente sensíveis às alterações climáticas e variações físicas do ambiente (Gardner et al., 2007). Sua ecologia térmica, fisiologia e comportamento são altamente dependentes das condições climáticas (Zug et al., 2001, Rutschmann et al., 2016). Assim, as características ambientais, sejam elas físicas ou climáticas, parecem ter uma forte influência em limitar a distribuição de táxons nesse grupo (Costa et al., 2008). Por exemplo, foi demonstrado que o lagarto do deserto *Ouroborus cataphractus* possui distribuição restrita à zona climática de chuvas de inverno

12 na África meridional (Shuttleworth et al., 2013). Em contraposição, nenhum estudo até a presente data testou a associação de variáveis climáticas com a abundância e distribuição de lagartos na Amazônia.

Atualmente, são conhecidas cerca de 140 espécies de lagartos para a região da Amazônia brasileira (Ávila-Pires, 1995; Vitt et al., 2008; Ávila-Pires, 2016). A maioria das espécies de lagartos que habitam a região amazônica são amplamente distribuídas geograficamente e possuem preferências por diversos tipos de hábitat, sendo usualmente mais abundantes em ambientes de terra firme do que em áreas de várzea (Waldez et al., 2013). Em regiões de terra firme, podem ser encontrados tanto em áreas de densa quanto de escassa cobertura vegetal, e algumas espécies vivem em ambos os tipos de ambiente (Ávila-Pires, 1995). A ampla distribuição da maior parte das espécies de lagartos amazônicos pode levar a uma ideia errônea de que estes não requerem ações específicas de manejo e conservação. No entanto, fatores físicos do ambiente podem afetar a distribuição e abundância de espécies de lagartos no espaço geográfico (Pianka, 1973), normalmente devido às diferentes condições encontradas ao longo de gradientes ambientais (Terborgh, 1971).

Na Amazônia Central, investigações sobre assembleias de lagartos em micro e mesoescala verificaram o efeito de diversos fatores na distribuição de espécies, tais como fragmentação florestal (Carvalho et al., 2008; Bittencourt, 2008), densidade de árvores (Pinto, 2006; Vitt et al., 2007; Bittencourt, 2008), abertura de dossel e incidência de luz (Moraes, 2008; Lobão, 2008), profundidade da liteira (Pinto, 2006; Vitt et al., 2007; Bittencourt, 2008), porcentagem de argila no solo (Pinto, 2006), inclinação do terreno (Pinto, 2006; Moraes, 2008; Lobão, 2008), disponibilidade de alimentos (Lobão, 2008; Moraes, 2008) e altitude (Moraes, 2008; Lobão, 2008) (Apêndice I). Pinto (2006), por exemplo, observou que a profundidade da liteira afetou positivamente a abundância de lagartos que utilizam esse ambiente e associou esse efeito à maior disponibilidade de esconderijos e disponibilidade de alimentos. Em contrapartida, nas mesmas assembleias foi observada uma relação negativa entre a porcentagem de argila no solo e o número de espécies. De modo geral,

13 percebe-se que as relações entre assembleias e seus ambientes observadas em micro e mesoescala espacial mostraram-se bastante sutis..

Interflúvios (terrenos localizados entre dois cursos de água) são unidades-chave em estudos em macroescala na Amazônia, pois são regiões nas quais se espera um grande número de espécies endêmicas (Juen & De Marco Jr, 2012). Isso se deve ao fato de rios serem uma força importante tanto na promoção quanto na manutenção da diversidade por meio da redução ou interrupção do fluxo gênico entre populações, muitas vezes promovendo, ao longo do tempo histórico, a ocorrência de táxons exclusivos a determinadas regiões interfluviais (Haffer, 1997). Tal padrão biogeográfico vem sendo reportado para diversos grupos biológicos ocorrentes na Amazônia desde as observações pioneiras de Alfred Russell Wallace em 1852 (Antonelli et al., 2010). Na Amazônia, eventos de especiação têm sido relacionados à quantidade de tempo que uma linhagem tem persistido na paisagem e, sobretudo, em sua capacidade de dispersão sobre barreiras biogeográficas (Smith et al., 2014).

Embora os mecanismos de diversificação da biota amazônica permaneçam em parte elusivos, é inegável que a organização geográfica predominante para tetrápodes terrestres amazônicos reflita o isolamento pelos grandes rios Amazônicos, resultando na delimitação de áreas de endemismo do bioma (Silva et al., 2005; Leite & Rogers, 2013). A história dessas áreas na Amazônia mostra um crescente refinamento à medida que novas informações são incorporadas. Inicialmente acreditava-se que a região amazônica consistia em uma grande unidade biogeográfica, ideia refutada por Wallace que, em 1852, com base na distribuição de primatas, propôs a divisão da Amazônia em quatro áreas de endemismo delimitadas pelos grandes rios Amazonas-Solimões, Negro e Madeira. Ultimamente, diversos estudos sobre padrões de distribuição refletindo o efeito de rios como barreiras, especialmente sobre aves, surgiram para fundamentar o entendimento acerca da complexidade das áreas de endemismo amazônicas: oito áreas foram delimitadas por Cracraft (1985) e, mais recentemente, nove por Borges & Da Silva (2012). Contudo, estudos recentes têm evidenciado que pequenos rios, paleocanais e até mesmo fitofisionomias exercem efeito sobre a ocorrência e estruturação filogeográfica de espécies 14

(Fernandes, 2013), voltando a atenção de pesquisadores para a distribuição da biota no interior de cada uma dessas unidades biogeográficas.

Estudos evidenciaram que variáveis ambientais possuem um maior poder explanatório em investigações abrangendo escalas maiores (Jones et al., 2006). Por conta disso, se fazem necessários estudos envolvendo escalas espaciais mais amplas, as quais contêm uma maior amplitude de variação nas variáveis preditoras e, conseqüentemente, possam permitir a detecção de padrões ecológicos que passam despercebidos em micro e mesoescala (Dias-Terceiro et al., 2015). Dessa forma, regiões interfluviais constituem um sistema ideal para o estudo de fatores ambientais responsáveis pela distribuição de espécies em ampla escala sem o efeito evidente de barreiras geográficas históricas. A região compreendida entre os rios Purus e Madeira possui cerca de 15,4 milhões de hectares (aproximadamente 120 mil km²) e está localizada dentro da região endêmica de Inambari, a segunda maior área de endemismo do bioma (Silva et al., 2005; Greenpeace, 2009, Maldonado et al., 2012). Dentro do interflúvio está localizada a estrada BR-319 que conecta Manaus, no estado do Amazonas, a Porto Velho em Rondônia, propiciando condições logísticas para uma amostragem ao longo de um transecto de cerca de 900 km de extensão ao longo da região.

Foram identificadas 13 ecorregiões distintas que representam a diversidade de ambientes no interflúvio Purus-Madeira, enfatizando a heterogeneidade desta área (Ximenes, 2008). Essas ecorregiões foram determinadas com base em dados de diferentes fatores estruturais do ambiente, mostrando a importância que esses fatores exercem na definição da heterogeneidade de habitats. Assim, o interflúvio Purus-Madeira consiste em uma oportunidade inédita para o entendimento de padrões de distribuição de lagartos e da relação destes padrões com as características de história de vida de cada espécie. O presente estudo se propõe a estudar os efeitos de diferentes gradientes ambientais sobre a distribuição de três espécies de lagartos em uma escala superior aos estudos previamente conduzidos na Amazônia. Especificamente, perguntamos: Qual a relação entre padrões de ocorrência e abundância das espécies com os fatores ambientais de ordem estrutural do 15

hábitat e climáticos em uma área geograficamente ampla e heterogênea? Para isto, investigamos um sistema de estudo com múltiplas unidades amostrais padronizadas, distribuídas ao longo de um transecto nessa área interfluvial. Hipotetizamos que fatores ambientais de ordem estrutural sejam importantes na distribuição local de espécies, enquanto que em nível regional fatores climáticos exerçam papel preponderante. Em adição, esperamos que os padrões de distribuição para cada uma das três espécies apresentem particularidades, evidenciando que as interações entre a história de vida de cada espécie e o ambiente também merecem atenção.

2. METODOLOGIA

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido no interflúvio entre os rios Purus e Madeira ao longo da rodovia que corta a região ligando os municípios de Manaus, Amazonas, à Porto Velho, em Rondônia. Esta rodovia foi construída na década de 1970 e encontrava-se sem manutenção desde a época em que foi concluída, o que a tornou intransitável a partir dos anos oitenta. Por esse motivo, a região do interflúvio ainda permanece sendo uma região relativamente pouco impactada e escassamente estudada. Entretanto, devido a recentes planos para a revitalização da rodovia (Fearnside & Graça, 2006) somados com os projetos de instalação de usinas hidrelétricas no Rio Madeira (Fearnside, 2014), esta área voltou a se tornar alvo de preocupação de conservacionistas. A perda de ambientes naturais pelo desmatamento, ocasionado pelo favorecimento da colonização de áreas antes remotas e a perda de hábitat devido às inundações para a construção das barragens são algumas predições de impactos ambientais causados por estes empreendimentos (Silva *et al.*, 2005; Fearnside & Graça, 2006; Fearnside, 2014). Rodovias na Amazônia, além de favorecerem a colonização ilegal em áreas não perturbadas, também promovem a mineração, a caça ilegal e a especulação imobiliária de terras (Laurance & Balmford, 2013).

A região do interflúvio é caracterizada por uma ampla heterogeneidade fitofisionômica (Brasil, 1978; Figura 1). É predominantemente caracterizada por florestas de terra firme, com vegetação formada por Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas com Dossel Emergente na porção norte e Floresta Ombrófila Aberta de Terras Baixas com Palmeiras na porção sul (Brasil, 1978; Figura 1). As florestas do interflúvio apresentam características estruturais diferenciadas, onde podem, em toda sua extensão, assemelhar-se a áreas de campinaranas ou então formar um mosaico de floresta de terra firme, castanhais, caiauezais (*Elaeis oleifera*) e extensas áreas de floresta de várzea sem vegetação de sub-bosque. O clima predominante na região é o equatorial quente úmido, com precipitação média anual de aproximadamente 2300 mm e temperatura média entre 24°C e 26°C (Brasil, 1978). O interflúvio Purus-Madeira está inserido na

zona climática A de Köppen (1984), que compreende a região Tropical. Os pontos de amostragem do presente estudo abrangem as subzonas Af (sem estação seca) e Am (com monções) (Peel *et al.*, 2007; Alvares *et al.*, 2014).

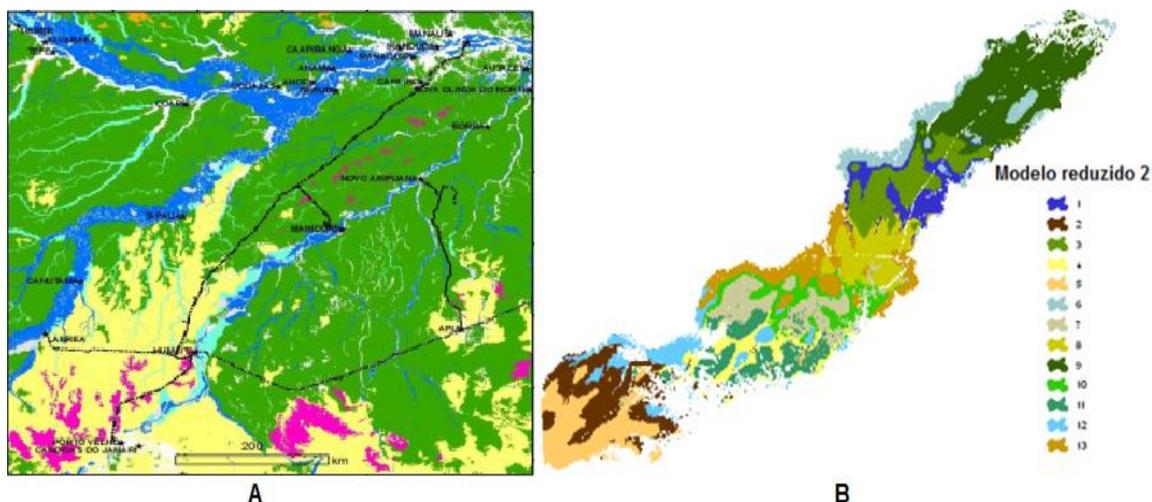


Figura 1 – A) Principais fitofisionomias presentes no Interflúvio Purus-Madeira e entorno. Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (verde); Floresta Ombrófila Aberta de Terras Baixas com palmeiras (amarelo); Florestas Aluviais (tons de azul) e Savanas ou Campos (magenta). Elaborado por Juliana Schietti; Fonte: IBGE/SIPAM – B) Ecorregiões do interflúvio Purus-Madeira propostas por Ximenes (2008), ratificando a heterogeneidade ambiental nesta unidade biogeográfica.

2.2 OBJETOS DO ESTUDO

Estudamos três espécies da família Sphaerodactylidae (Squamata) a qual possui distribuição restrita ao Novo Mundo e consiste, em sua maioria, de espécies com hábitos diurnos. *Chatogekko amazonicus*, *Gonatodes humeralis* e *Gonatodes hasemani* (Fig. 2). Essas espécies possuem ampla distribuição na região amazônica e têm em comum o hábito diurno e a não-heliotermia (Ávila-Pires, 1995; Vitt *et al.*, 2008). *Chatogekko amazonicus*, a menor das três espécies (CRC máximo de 24mm), ocorre no folhiço do chão das florestas de terra firme (Vanzolini, 1968) e, ocasionalmente, nas florestas de várzea (Ávila-Pires, 1995; Waldez *et al.*, 2013). É distribuída pela maior parte da bacia amazônica, Suriname e Guiana Francesa (Vitt *et al.*, 2008). *Gonatodes*

humeralis (CRC máximo de 41,5 mm) distribui-se na Amazônia e Guianas, onde normalmente é encontrada nas partes baixas de troncos de árvores de vários tamanhos, e em galhos baixos (Vanzolini, 1968; Ávila-Pires, 1995; Vitt *et al.*, 2008). A sua congênere, *Gonatodes hasemani*, distribui-se pela Amazônia sul-ocidental e normalmente é encontrada próxima de troncos caídos, em cima da liteira ou troncos de árvores localizados próximos ao chão (Ávila-Pires, 1995).



Figura 2 – Espécimes de *Chatogekko amazonicus* (A), *Gonatodes humeralis* (B) e *Gonatodes hasemani* (C). A e B retirados de Vitt *et al.*, 2008 e C retirado de Uetz (2010).

2.3 DELINEAMENTO AMOSTRAL E COLETA DOS LAGARTOS

A amostragem da fauna de lagartos em campo foi realizada entre os meses de outubro de 2010 e setembro de 2011 em 14 módulos de trilhas inseridas no interflúvio Purus-Madeira, que estão distribuídos ao longo da BR-319 (módulos M-1 à M-11) que vai da região de Manaus, no Amazonas, até Porto Velho, em Rondônia e ao longo das regiões sob impacto das hidrelétricas de Santo Antônio e Jirau (M-12 à M-15) (Figura 3). O módulo M-8 não pôde ser

amostrado por ter sido encontrado alagado à época da coleta. Cada parcela foi visitada no período diurno entre uma e quatro vezes. Para os módulos M-1 à M-11 utilizou-se o sistema de duas trilhas paralelas com 5 km de extensão cada, com cinco parcelas em cada trilha, distribuídas em 1000m, 2000m, 3000m, 4000m e 5000m a partir da rodovia, totalizando dez parcelas por módulo. Para os módulos de M-12 à M-15, utilizou-se o mesmo sistema de trilhas, porém com sete parcelas em cada trilha, distribuídas em 0m, 500m, 1000m, 2000m, 3000, 4000m e 5000m a partir do leito do rio, totalizando 14 parcelas por módulo (Figura 3). Estes módulos fazem parte do sistema de trilhas permanentes do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) e seguem o modelo RAPELD. Nesse modelo, as parcelas possuem 250 m de comprimento para evitar variações indesejáveis no solo e em outras condições ambientais que geralmente são consequências de parcelas maiores. O eixo central da parcela é orientado ao longo da curva de nível altitudinal, o que reduz a heterogeneidade ambiental. Sendo assim, as parcelas RAPELD tendem a ser internamente mais homogêneas, favorecendo a modelagem da distribuição de organismos em relação às variáveis ambientais medidas *in situ* (Magnusson *et al.*, 2013).

A amostragem da comunidade de lagartos nas 156 parcelas foi feita utilizando dois métodos de coleta ativos: busca na liteira aliada à amostragem visual. A amostragem foi feita com a observação visual e contagem de indivíduos no percurso de ida na parcela e busca na liteira no percurso de volta, de forma a não espantar os indivíduos arborícolas. A busca na liteira consistiu em percorrer cada parcela de 250m de comprimento por 1m de largura, com dois observadores lado a lado, revirando a liteira e observando o movimento de lagartos à frente. Sempre que possível os lagartos foram capturados para identificação. O tempo em cada parcela variou dependendo da quantidade de liteira e do número de indivíduos avistados e capturados. A amostragem visual foi realizada por dois observadores, um atrás do outro, aproximadamente 15 m distantes entre si, percorrendo cada parcela em um período de 75 a 120 min até a distância aproximada de 5 m para cada lado. Foram vistoriados o chão e os estratos da vegetação, até cerca de 4 m de altura com o uso de binóculos quando necessário.

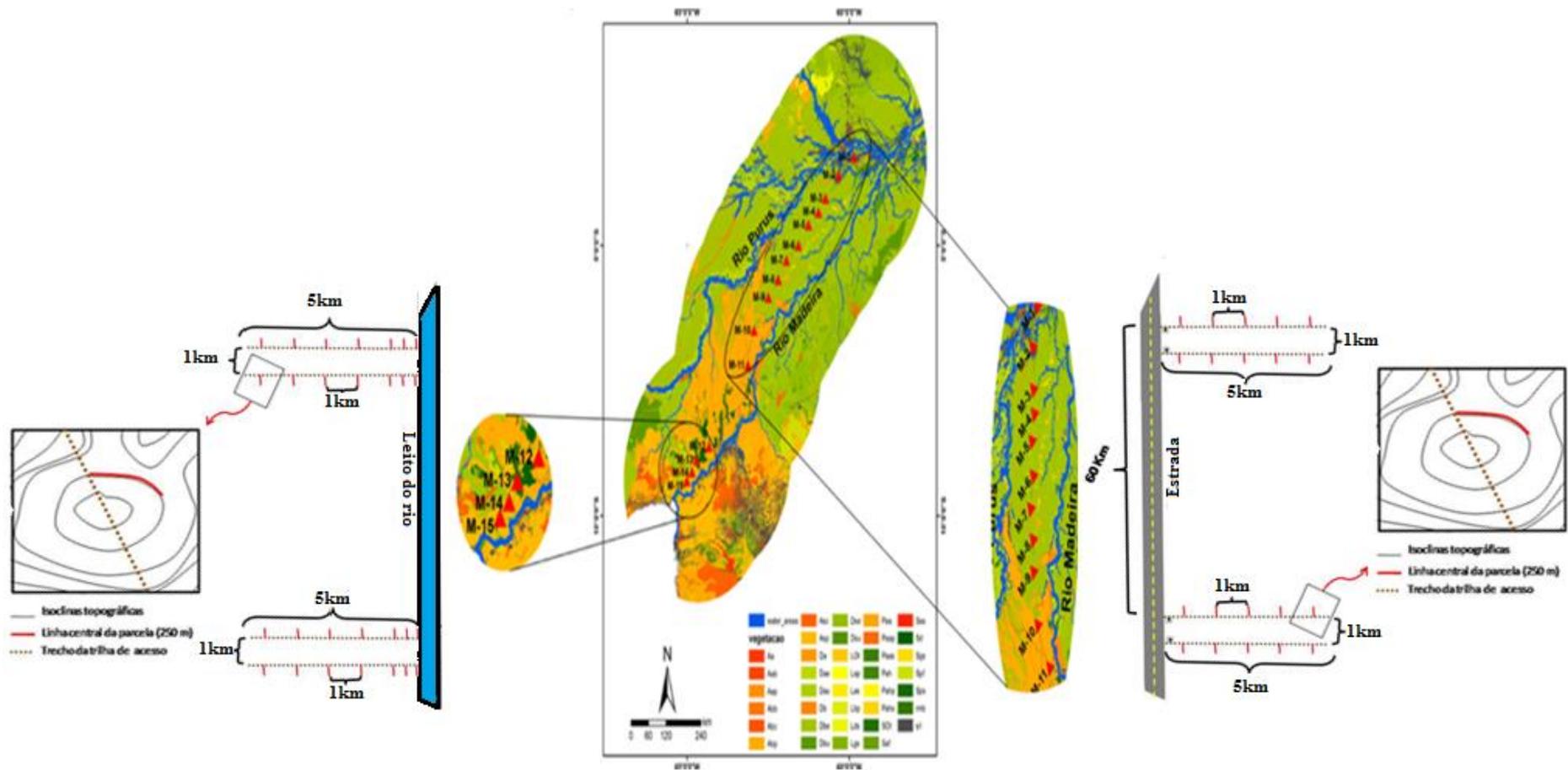


Figura 3 – Delineamento amostral utilizado no presente estudo. Foram amostrados 10 módulos com 10 parcelas cada no trecho da Rodovia (M1 a M11, exceto M8) e 4 módulos com 14 parcelas adjacentes ao Rio Madeira (M12 à M15). Cada parcela possui 250 m de comprimento e segue a curva de nível altitudinal. Ilustrações obtidas no site do PPBio (www.ppbio.inpa.gov.br) e adaptadas para este trabalho.

2.4 VARIÁVEIS ESTRUTURAIS DO AMBIENTE

Em cada parcela foram aferidas as seguintes variáveis estruturais: (i) estrutura da vegetação representada pelo número de árvores; (ii) altitude; (iii) porcentagem de argila no solo, (iv) inclinação do solo e (v) distância da parcela até a margem do módulo. Todas as variáveis foram medidas por terceiros e estão disponíveis no banco de dados do PPBio em <http://ppbio.inpa.gov.br/knb/style/skins/ppbio/>. Essas variáveis foram escolhidas pela possível relevância, direta ou indireta, para a história de vida de répteis escamados da área de estudo.

(i) Número de árvores

Três faixas de amostragem que diferem dependendo do grupo de plantas amostrado ou de sua classe de tamanho foram utilizadas para se mensurar o número de árvores: (a) Faixa 1 ou sensível: Plantas com DAP ≥ 1 cm, amostradas em uma faixa de 1m de largura, do lado esquerdo da linha central, considerando o início da parcela em direção ao final. (b) Faixa 2: Plantas com DAP ≥ 10 cm, amostradas em uma faixa de 20 m de largura, sendo 10 m de cada lado da linha central da parcela. No lado esquerdo, esta faixa incluiu a faixa sensível, onde todas as plantas maiores que 1 cm de DAP já foram medidas, inclusive as plantas com DAP maior ou igual a 10 e 30 cm; (c) Faixa 3: Plantas com DAP ≥ 30 cm, amostradas em uma faixa de 40 m de largura, sendo 20m de cada lado da linha central da parcela. No lado esquerdo, esta faixa incluiu as duas faixas anteriores, onde todas as plantas com DAP maior ou igual a 1 ou 10 cm já haviam sido medidas. No lado direito, esta faixa incluiu a faixa 2 onde todas as plantas com DAP maior ou igual a 10 cm foram medidas.

(ii) Altitude

As aferições da altitude, em metros, para cada parcela, foram obtidas em campo por um profissional topógrafo no início das parcelas, uma vez que as mesmas foram instaladas seguindo a curva de nível do terreno.

(iii) Porcentagem de argila

As coletas de solo foram realizadas com um trado que retirou amostras de solo a cada 50 m, a 5 cm de profundidade, na faixa central das parcelas, totalizando seis pontos por parcela. As amostras foram combinadas em uma amostra composta, homogêneas e secas ao ar. A proporção de argila foi baseada na velocidade de queda das partículas que compõem o solo, determinando-se o tempo para o deslocamento vertical na suspensão do solo com água, após a adição de um dispersante químico, seguindo o método descrito em EMBRAPA (1997). As análises foram feitas no Laboratório de Solos do Departamento de Ciências Agronômicas do INPA.

(iv) Inclinação do terreno

As medidas de inclinação do terreno foram feitas com um clinômetro em seis pontos ao longo da linha central de cada parcela, sendo os pontos distanciados 50 m um do outro. Em cada ponto, a medida de inclinação foi feita sobre uma distância de 5 m entre a baliza e o clinômetro, perpendicular à linha central da parcela (2,5 m de cada lado da linha). Para as análises foi considerada a média entre as seis medidas.

(v) Distância da parcela até a margem do módulo

Como os módulos abrangem tanto a região da BR-319 (M01 à M11) como a região do rio Madeira (M12 à M15), as parcelas foram instaladas de forma a abranger diferentes distâncias em relação à rodovia e à margem do Rio Madeira, respectivamente. Quanto à margem do Rio Madeira, elas estiveram dispostas nos pontos zero (mais próximo à margem do rio), 500 m, 1 km, 2 km, 3 km, 4 km e 5 km. Quando à rodovia, as parcelas foram dispostas nos pontos 1km, 2km, 3km, 4km e 5km após a rodovia.

2.5 VARIÁVEIS CLIMÁTICAS

As variáveis climáticas foram obtidas através do banco de dados do WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), que compila dados de diferentes fontes e os interpola espacialmente, gerando grades chamadas de “superfícies climáticas”. Os dados utilizados neste estudo compreendem a média de um período de 50

anos (1950/2000). Para caracterizar a região de estudo neste trabalho, foram selecionadas todas as variáveis climáticas disponíveis no WorldClim (Tabela 1) e a extração dos dados foi realizada com o programa DIVA-GIS.

Tabela 1 - Variáveis climáticas extraídas da base de dados WorldClim com suas respectivas siglas.

Variáveis climáticas	Sigla
Temperatura Máxima	Tmax
Temperatura Mínima	Tmin
Temperatura Média Anual	BIO1
Varição média diurna (Média do mês (temp máx - temp mín))	BIO2
Isotermalidade (BIO2/BIO7) (* 100)	BIO3
Sazonalidade da Temperatura (Desvio Padrão *100)	BIO4
Temperatura Máxima do mês mais quente	BIO5
Temperatura Mínima do mês mais frio	BIO6
Varição de Temperatura Anual (BIO5-BIO6)	BIO7
Temperatura Média do Trimestre mais úmido	BIO8
Temperatura Média do Trimestre mais Seco	BIO9
Temperatura Média do Trimestre mais Quente	BIO10
Temperatura Média do Trimestre mais Frio	BIO11
Precipitação Anual	BIO12
Precipitação do mês mais úmido	BIO13
Precipitação do mês mais seco	BIO14
Sazonalidade da Precipitação (Coeficiente de Variação)	BIO15
Precipitação do Trimestre mais úmido	BIO16
Precipitação do Trimestre mais seco	BIO17
Precipitação do Trimestre mais quente	BIO18
Precipitação do Trimestre mais frio	BIO19

2.6 ANÁLISE DE DADOS

2.6.1 Colinearidade entre variáveis ambientais

A colinearidade entre as variáveis foi avaliada por meio de testes de coeficientes de correlação linear de Spearman. Pares com valores de r entre -0,7 e 0,7 foram mantidos em um mesmo modelo. Dentre as 26 variáveis inicialmente consideradas, três climáticas e quatro estruturais foram usadas nas análises: temperatura média anual (BIO1), precipitação média anual (BIO12), precipitação do trimestre mais quente (BIO18), distância das parcelas até a margem do módulo, inclinação do solo, altitude e porcentagem de argila.

2.6.2 Abundância das espécies e variáveis ambientais estruturais

Para testar a relação da abundância das espécies com as variáveis estruturais (altitude, argila, distância e inclinação) utilizou-se um modelo de regressão linear múltipla com distribuição de Poisson, selecionado como melhor modelo pelo critério de informação de Akaike. Para essas análises foi considerado o evento de amostragem que teve a maior abundância máxima de cada espécie por parcela.

2.6.3 Abundância das espécies e variáveis ambientais climáticas

Um segundo modelo de regressão múltipla foi aplicado para cada espécie em relação às variáveis climáticas. Isso se deveu ao fato de que o efeito de variáveis climáticas foi testado tendo módulo como unidade amostral, enquanto que o efeito de variáveis estruturais foi testado ao nível de parcela de amostragem. Para essas análises, exclui-se as parcelas de 0m e 500m dos módulos do Rio Madeira, de forma a uniformizar a quantidade de parcelas utilizadas por módulo.

2.6.4 Ocorrência das espécies e variáveis ambientais

Em adição, análises de regressão logística múltipla foram utilizadas considerando a presença/ausência das espécies. Todas as análises estatísticas foram realizadas na plataforma R de programação (R Core Team, 2014).

3. RESULTADOS

3.1 ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE LAGARTOS SPHAERODACTYLIDAE

Foram observados 297 indivíduos de lagartos Sphaerodactylidae. Considerando-se apenas as maiores abundâncias por parcela, foram contabilizados 232 registros. A espécie mais abundante foi *Gonatodes humeralis* com 129 espécimes (55,60%), seguida por *Chatogekko amazonicus* com 93 indivíduos (40,09%) e *Gonatodes hasemani* com 10 indivíduos (4,31%). Nenhuma espécie foi registrada em todos os módulos amostrados. *Chatogekko amazonicus* apresentou distribuição mais ampla com registro em 11 módulos de amostragem. *Gonatodes humeralis* teve distribuição restrita aos módulos das extremidades norte e sul do interflúvio. Os módulos M1, M2 e M15 correspondem à maior parte dos registros de ocorrência (Figura 4).

A abundância de *Chatogekko amazonicus* ao longo dos módulos não apresentou correlação com a de *Gonatodes hasemani* (Spearman $r = -0,16$; $p = 0,050$) e *Gonatodes humeralis* (Spearman $r = 0,075$; $p = 0,3613$). Entretanto, as espécies congêneres tiveram suas abundâncias positivamente correlacionadas (Spearman $r = 0,19$; $p = 0,017$).

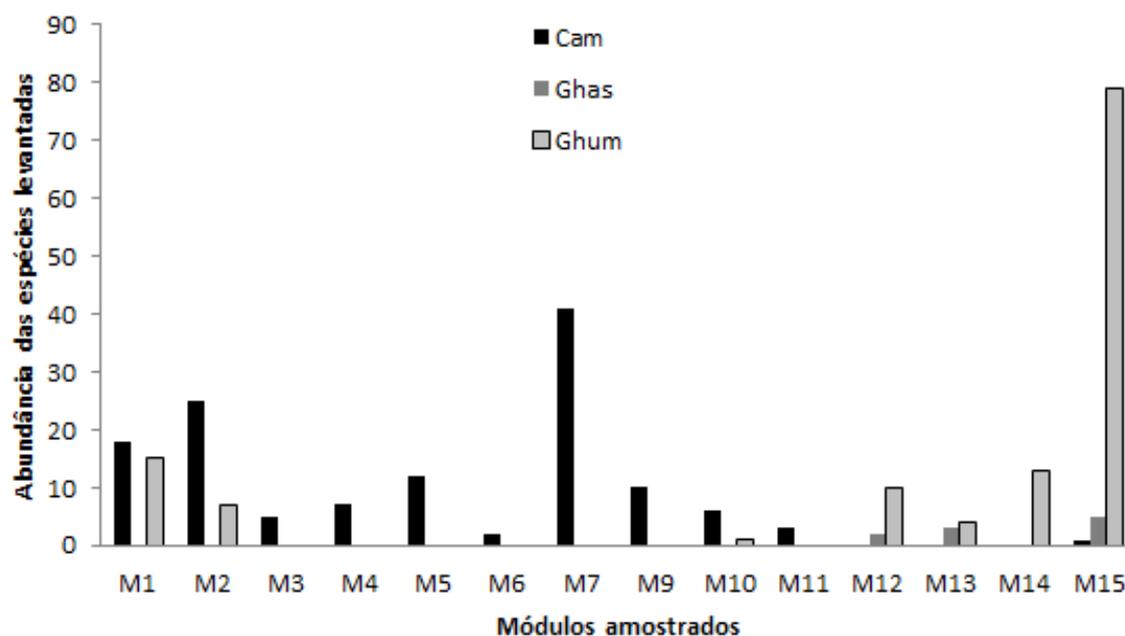


Figura 4 - Abundância média das três espécies utilizadas no estudo por módulo amostrado. **Cam**: *Chatogekko amazonicus*; **Ghas**: *Gonatodes hasemani* e **Ghum**: *Gonatodes humeralis*.

3.2 EFEITO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS SOBRE A ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES

Chatogekko amazonicus - O modelo gerado para as variáveis climáticas explica cerca de 65% ($r^2=0,655$) da variação total da abundância da espécie e mostrou relação positiva da Temperatura média anual com a abundância de *C. amazonicus* (Tabela 2; Fig.5B). Porcentagem de argila no solo foi negativamente correlacionada com a abundância da espécie (Tabela 2; Figura 5A).

Os modelos de regressão logística múltipla não mostraram relações com as variáveis climáticas. Apenas porcentagem de argila teve efeito significativo no modelo gerado com as variáveis estruturais (Tabela 2; Figura 5C).

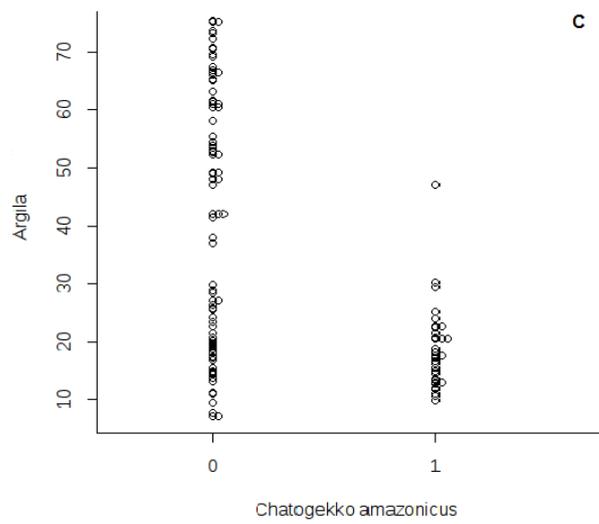
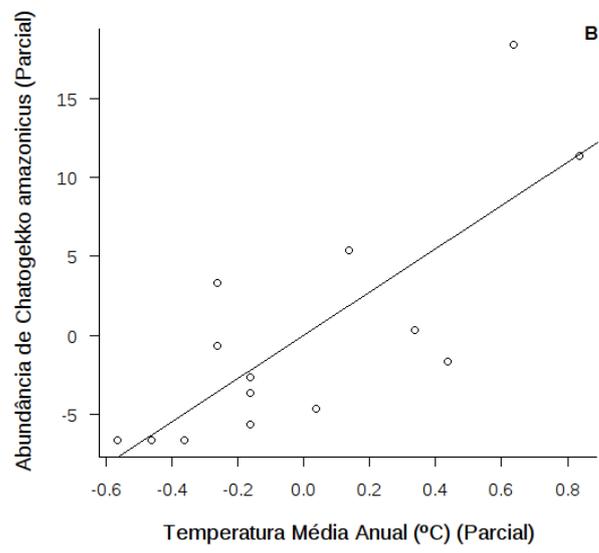
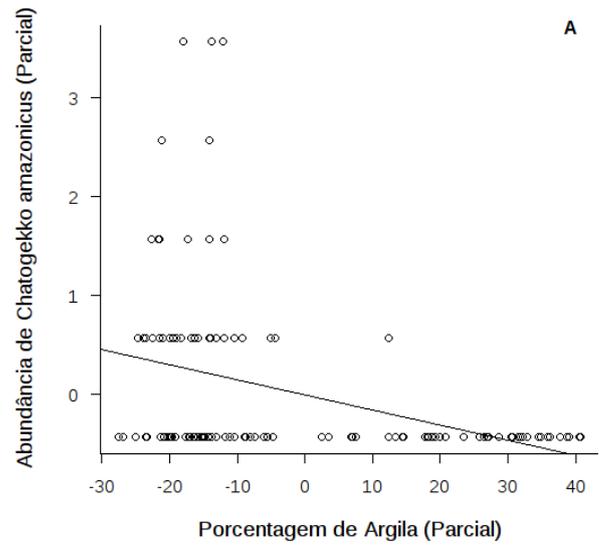
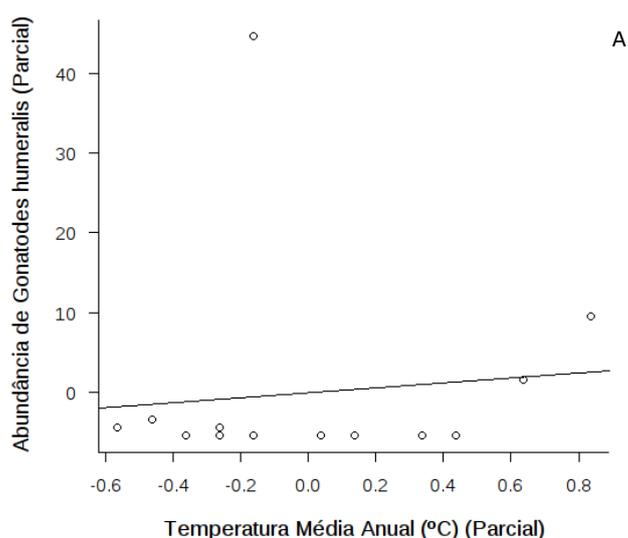


Figura 5 – Regressões parciais entre a abundância de *C. amazonicus* e A) Porcentagem de argila, B) Temperatura Média Anual (BIO1) e regressão logística com a ocorrência de *C. amazonicus* e a variável C) Porcentagem de Argila.

Gonatodes humeralis - O modelo gerado para as variáveis climáticas explica cerca de 89% ($r^2=0,88$) da variação total da abundância da espécie e mostrou relação de todas as variáveis testadas sobre a abundância de *G. humeralis* (Tabela 2), sendo as relações positivas para as variáveis de Temperatura média anual (Fig. 6A) e Precipitação do trimestre mais quente (Fig. 6B) com a abundância da espécie e negativa com a variável de Precipitação média anual (Fig. 6C) e a abundância de *G. humeralis*. Dentre as variáveis estruturais testadas, porcentagem de argila no solo (Tabela 2; Fig. 6D) e distância da margem do módulo (Tabela 2; Fig. 6E) mostraram relação significativa com a abundância da espécie com efeitos positivo e negativo, respectivamente.

Os modelos de regressão logística não mostraram relação com as variáveis climáticas (Tabela 2). Apenas porcentagem de argila teve efeito no modelo contendo as variáveis estruturais (Tabela 2; Figura 5F). Inclinação do solo, distância da margem do módulo e altitude não contribuíram significativamente para o modelo.



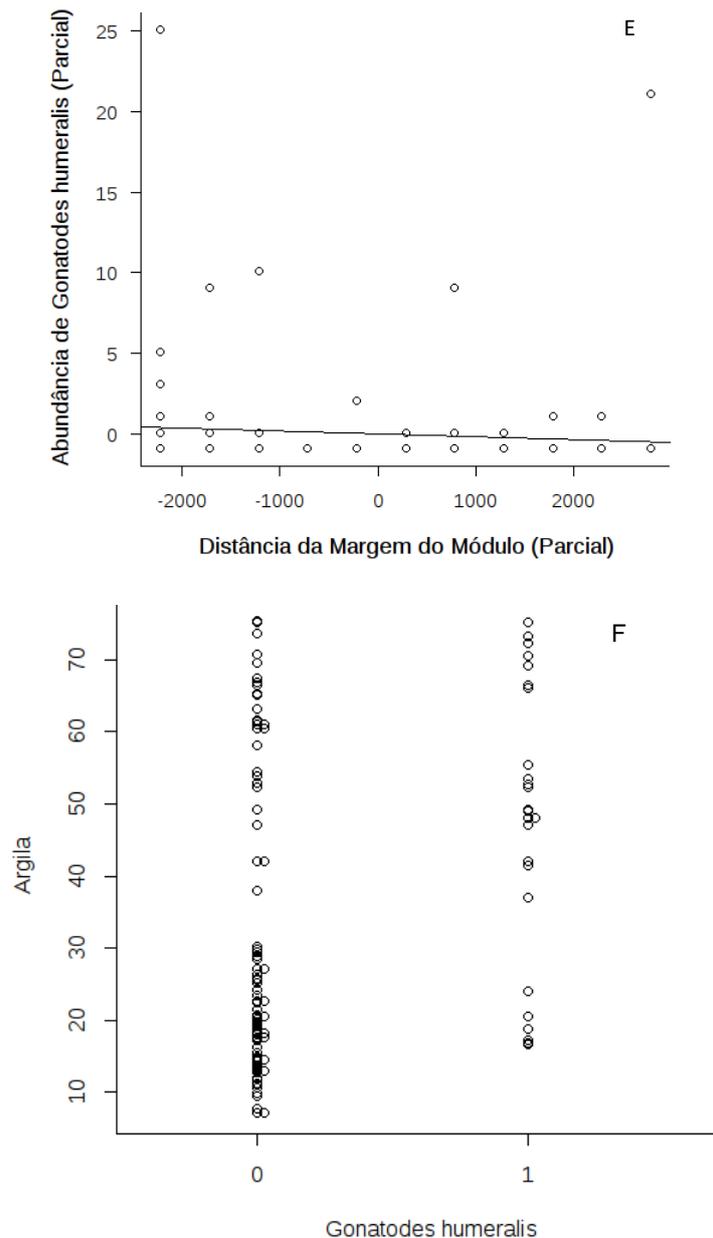
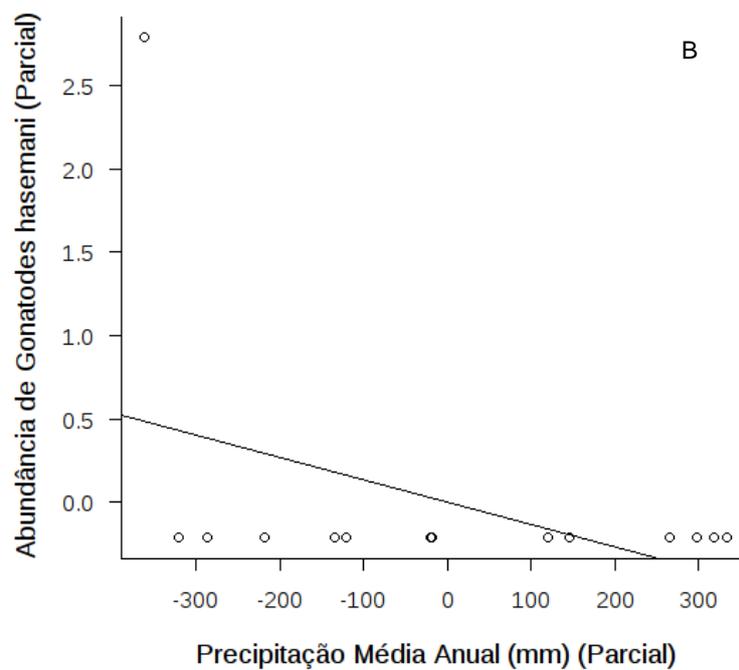
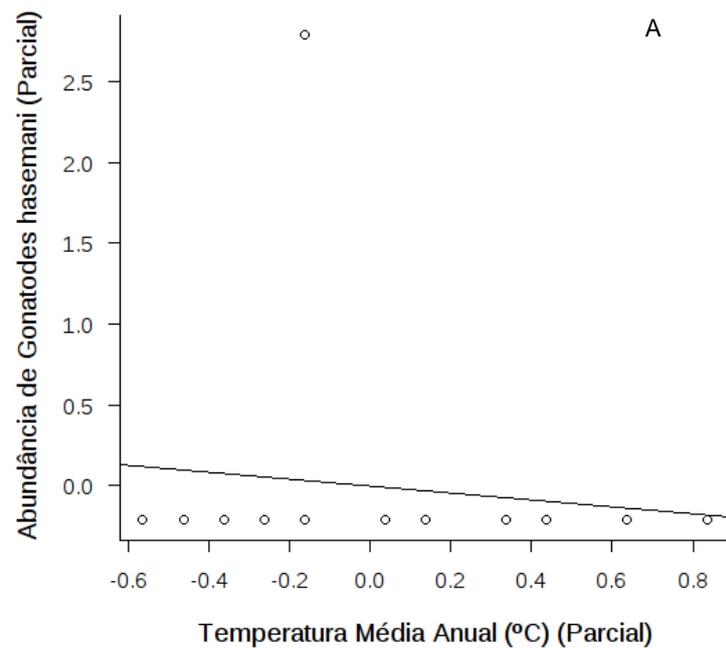


Figura 6 – Regressões parciais entre a abundância de *Gonatodes humeralis* e as variáveis A) Temperatura média anual (BIO1), B) Precipitação do trimestre mais quente, C) Precipitação média anual (BIO12), D) Porcentagem de argila, E) Distância da margem do módulo e regressão logística com a ocorrência de *G. humeralis* e a variável F) Porcentagem de argila.

Gonatodes hasemani - O modelo gerado para as variáveis climáticas explica cerca de 95% ($r^2=0,94$) da variação total da abundância da espécie e mostrou contribuição significativa de todas as variáveis testadas, com efeito negativo da Temperatura média anual (Tabela 2; Fig. 7A) e Precipitação média anual (Tabela 2; Fig.7B) na abundância da espécie, e efeito positivo de Precipitação do

trimestre mais quente (Tabela 2; Fig. 7C). Distância da margem do módulo influenciou negativamente a abundância da espécie no modelo com as variáveis estruturais (Tabela 2; Fig. 7D).

Os modelos de regressão logística múltipla não foram significativos para explicar a ocorrência da espécie com nenhuma das variáveis ambientais propostas (Tabela 2).



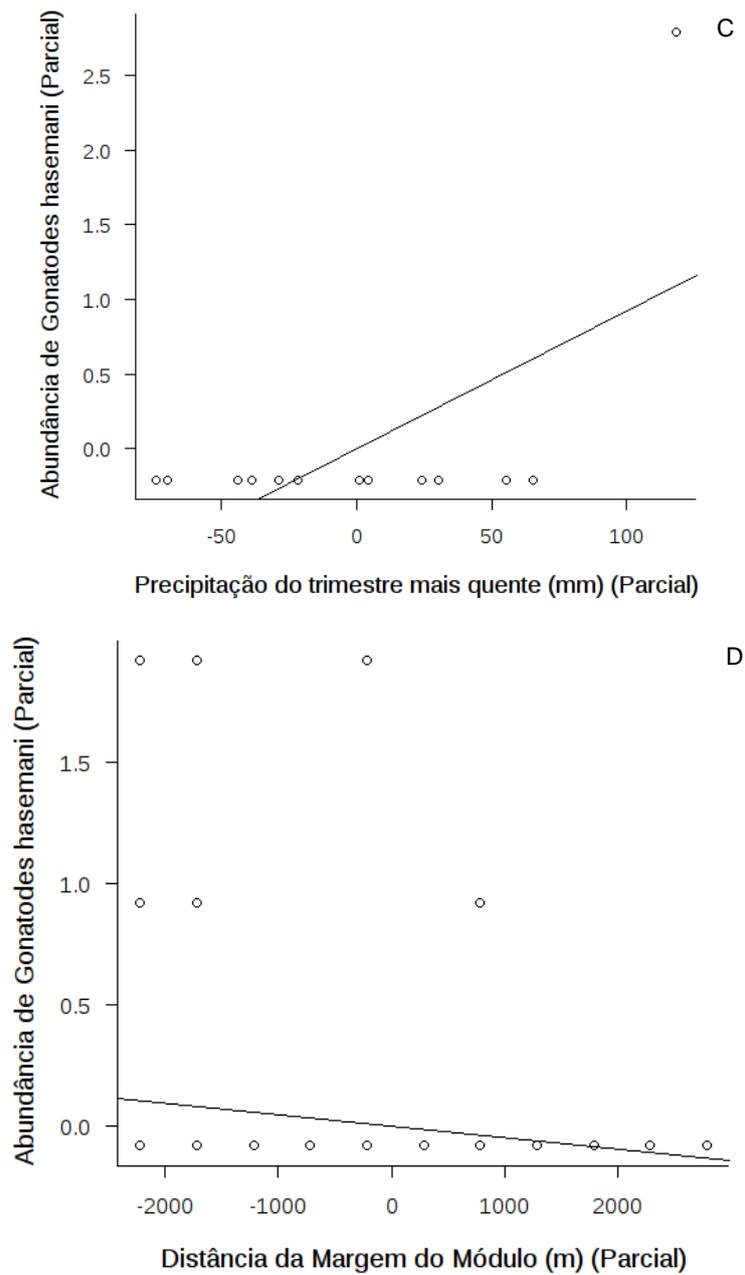


Figura 7 – Regressões parciais entre a abundância de *G. hasemani* e A) Temperatura Média Anual (BIO1); B) Precipitação Média Anual (BIO12); C) Precipitação do trimestre mais quente (BIO18 e D) Distância da margem do módulo.

Tabela 2 - Valores de significância (p) das regressões de zero inflado com as variáveis climáticas, regressões múltiplas com as variáveis estruturais e logísticas com todas as variáveis para cada espécie, onde Ghum (*Gonatodes humeralis*), Cam (*Chatogekko amazonicus*), Ghas (*Gonatodes hasemani*). Asterisco indica valores de p menores que 0,05. NA significa que a análise utilizada não retornou valores.

Variáveis climáticas	Ghum	Cam	Ghas
Regressão linear múltipla/Regressão logística	p-value	p-value	p-value
Temperatura Média Anual (BIO1)	0,001* / 0,57	0,008* / NA	0,003* / NA
Precipitação Média Anual (BIO12)	<0,001* / 0,07	0,43 / NA	<0,001* /NA
Precipitação do trimestre mais quente (BIO18)	<0,001* / 0,63	0,27/ NA	<0,001* / NA
R ² do modelo de regressão climática	0,88	0,655	0,94
P do modelo de regressão climática	<0,001*	<0,001*	0,001*
Variáveis Estruturais			
Regressão linear múltipla com distribuição Poisson/Regressão logística			
Altitude	0,17/ 0,89	0,12/ 0,20	0,81/ 0,886
Porcentagem de Argila	<0,001* / 0,001*	0,001* / 0,001*	0,08 / 0,179
Distância da margem do módulo	0,02* / 0,052	0,40/ 0,32	0,03* / 0,067
Inclinação do terreno	0,56 / 0,871	0,08 / 0,16	0,24 / 0,431

4. DISCUSSÃO

Neste estudo, pioneiro em abordar em conjunto o efeito de variáveis estruturais e climáticas sobre a distribuição e abundância de lagartos em escala regional, foi possível observar efeito de variáveis climáticas em escala regional e efeito de algumas variáveis estruturais, principalmente as relacionadas com composição do solo, em escala local. A utilização de variáveis climáticas de temperatura tem sido mais relevantes em explicar a variação da distribuição de répteis do que variáveis de precipitação ou mesmo variáveis estruturais do habitat em estudos em escala local (Guisan & Hofer, 2003; Buckley & Jetz, 2010). Buckley & Jetz (2010) observaram efeito da temperatura sobre a riqueza de espécies de lagartos, mas nenhum efeito sobre a abundância total. Considerando-se que o efeito das variáveis estruturais e climáticas será diferente dependendo da escala ambiental avaliada (Wiens, 1989), é possível que a escala utilizada neste estudo seja a mais apropriada para encontrar relações entre variáveis climáticas de temperatura e abundância das espécies de lagartos, já que variáveis ambientais são mais explicativas em escalas maiores (Jones et al., 2006), permitindo encontrar a relação da temperatura com a abundância de lagartos que não foi aferida previamente por Buckley & Jetz (2010) em escala local. Ainda, apesar do típico baixo grau de detectabilidade de répteis em campo (Fraga et al., 2015), a amostragem de lagartos nas parcelas e módulos possivelmente foi beneficiada pelas múltiplas passagens em uma mesma parcela e pela disposição modular das unidades amostrais (Magnusson et al., 2013).

A distribuição de *G. humeralis* ao longo dos módulos difere sutilmente das distribuições encontradas por Avila-Pires (1995) em levantamento prévio realizado na América do Sul. Neste estudo, *G. humeralis* aparece com distribuição restrita aos módulos das extremidades do interflúvio, mesmo sendo uma espécie generalista no uso do habitat (Avila-Pires, 1995; Vitt et al., 2005; Vitt et al., 2008). No mesmo levantamento, *C. amazonicus* aparece como sendo uma espécie muito bem distribuída e resultado semelhante foi observado neste estudo, onde a espécie ocorreu em 11 dos 14 módulos amostrados. *G. hasemani*

teve distribuição restrita aos módulos do rio Madeira, localizados ao sudoeste do estado de Rondônia, onde a maioria dos indivíduos desta espécie foram encontrados em outros levantamentos (Vitt *et al.*, 2000; Macedo *et al.*, 2008). Devido ao baixo número de indivíduos de *G. hasemani* (n=10), os modelos de regressão logística não foram eficazes em apontar relação com nenhuma das variáveis testadas, resultado já esperado para um número amostral tão baixo.

Dentre todas as variáveis estruturais testadas, apenas altitude e inclinação do solo não foram significativas em nenhum modelo. As outras variáveis contribuíram de forma significativa, mesmo que sutilmente, em ao menos um dos modelos utilizados. *C. amazonicus* teve sua abundância afetada de forma negativa em parcelas com maior porcentagem de argila. Na região do interflúvio, essa característica corresponde a locais com um menor número de árvores (Schietti *et al.*, 2016), fator que diretamente afeta a abertura do dossel, aumentando a incidência de luz e diminuindo a disponibilidade de estrutura espacial para a espécie, altamente associada a liteira e não heliotérmica (Avila-Pires, 1995, Vitt *et al.*, 2008) fator que possivelmente teve influência na ausência da espécie nos módulos localizados à margem do Rio Madeira (M12 à M15) que refletem essas características. Em contrapartida, *G. humeralis* teve relação significativa e positiva com a porcentagem de argila no solo, de forma que sua abundância foi maior em módulos com mais argila. Na região do interflúvio, os módulos mais argilosos correspondem aos módulos do Rio Madeira (Schietti *et al.*, 2016). Vitt e colaboradores (2008) observaram que *G. humeralis* possui preferência por áreas adjacentes a rios, justificando sua relação positiva com a argila e sua relação negativa com a distância das parcelas até a margem do módulo, onde a espécie parece ser mais frequente nas parcelas mais próximas ao rio. Adicionalmente, Woinarski *et al.* (1999) mostraram que solos argilosos são mais sazonais e por isso suportam menos espécies. Entretanto, as espécies que toleram tal sazonalidade ocorrem em elevada abundância, o que pode ter influenciado na elevada abundância de *G. humeralis* nos módulos mais argilosos.

Os modelos desenvolvidos com os dados climáticos foram mais eficientes em comparação aos modelos com dados estruturais, e explicaram mais de 65%

da variação total na distribuição das espécies ao longo do gradiente ambiental. *C. amazonicus* foi fortemente influenciada pela temperatura média anual. Este resultado é esperado para animais ectotérmicos, visto que alguns de seus comportamentos fisiológicos básicos são altamente influenciados pela temperatura do ambiente (Huey & Stevenson, 1979), assim como suas habilidades para obter recursos (Huey, 1982). As duas espécies congêneres apresentaram relação significativa com esta variável, mas a relação foi fortemente afetada por uma única unidade amostral. Araújo *et al.*, (2006), modelando a distribuição de lagartos na Europa, observaram que temperaturas mais baixas exerciam impacto maior em lagartos do que o aumento da temperatura, já que lagartos têm mais habilidade em lidar com temperaturas mais elevadas. Este fator pode ser relevante para explicar o efeito positivo da temperatura para *C. amazonicus* e *G. humeralis*, evidenciando a capacidade que estes organismos têm em lidar com flutuações na temperatura do ambiente. Além da temperatura, *G. humeralis* pareceu ser sutilmente influenciada pelas variáveis de precipitação (média anual e do trimestre mais quente). Segundo Vitt e colaboradores (2000), a espécie não é ativa em tempo chuvoso, o que pode explicar a sua abundância reduzida perante a variável climática de precipitação média anual. Adicionalmente, é uma espécie comumente encontrada em ambientes quentes e com atividade envolvendo exposição solar, o que pode explicar a variável temperatura ter tido influência pouco relevante na sua abundância.

Pinto (2006) observou um maior registro de *G. humeralis* em locais com menos árvores em um estudo realizado na Amazônia Central, e Lobão (2008) associou a espécie com áreas com maior cobertura vegetal, comprovando que a espécie utilizada o hábitat de forma generalista. Porém, a inexistência de barreira física relevante no interior do interflúvio, que poderia explicar a ocorrência da espécie sendo restrita aos módulos dos extremos, sugere que possivelmente o interflúvio abrigue duas populações de *G. humeralis* com preferências ambientais distintas. Sabendo-se da heterogeneidade da região interfluvial estudada (Tuomisto *et al.*, 1995), que possui uma diversidade de ecorregiões distintas (Ximenes, 2008) e que a especiação pode ocorrer mesmo na ausência de alopatria (Doebeli & Dieckmann, 2003), este resultado abre

margem para estudos futuros com o objetivo de verificar a existência de fluxo gênico entre as populações dos extremos.

Buckley & Jetz (2010) mostraram evidências de que a ocorrência das espécies de lagartos no sudeste americano está mais associada com suas tolerâncias aos fatores ambientais do que com interações ecológicas com outras espécies. Alguns autores afirmam que espécies tropicais tendem a ser mais afetadas pelas alterações climáticas atuais (Deutsch *et al.*, 2008, Huey *et al.*, 2009) pois suas capacidades de aclimatar suas curvas de performance fisiológica são mais baixas (Williams *et al.*, 2003). Assim, estudos como este são necessários para verificar as respostas das espécies às variações do ambiente, especialmente variações climáticas, de forma a facilitar o entendimento sobre o quanto as flutuações no clima atual podem estar afetando seus padrões de distribuição. Adicionalmente, outros interflúvios também devem ser estudados, pois os padrões encontrados para as variáveis ambientais propostas para o interflúvio Purus-Madeira podem não ser gerais para outras regiões interfluviais da Amazônia, por conta da multiplicidade de complexos florestais que tornam a região tão heterogênea (Tuomisto *et al.*, 1995), fazendo com que cada interflúvio tenha características ambientais distintas. Adicionalmente, deve-se levar em conta que para se compreender os padrões de distribuição das espécies, é preciso considerar a relação entre as escalas espaciais em que as variações na diversidade são medidas com a escala espacial em que estas variáveis operam (Houston, 1999).

5. CONCLUSÕES

- 1) Variáveis climáticas são mais relevantes na distribuição e abundância de lagartos em nível regional, enquanto que as variáveis estruturais do hábitat, principalmente as relacionadas com a composição do solo, exercem papel preponderante na distribuição e abundância ao nível local.
- 2) Os padrões de distribuição das espécies avaliadas apresentaram particularidades uma vez que, apesar das três espécies serem pertencentes à mesma família e terem hábitos semelhantes e pouca variação no uso do hábitat, as suas distribuições foram modeladas de forma particular, possivelmente devido a interações entre suas histórias de vida e o meio em que vivem.
- 3) A determinação de um padrão de distribuição de espécies com base em variações ambientais, principalmente com o uso de variáveis climáticas, tem importante implicação na conservação e manejo das espécies. Tais variáveis possuem especial relevância para animais ectotérmicos como lagartos, os quais apresentam ecologias termais altamente responsivas a flutuações na temperatura.

LITERATURA CITADA

Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., de Moraes, G., Leonardo, J., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728.

Antonelli JA, Quijada-Mascareñas A, Crawford JA, Bates JM, Velazco PM, Wuster W (2010) Molecular studies and paleogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. In: *Amazonia, Landscape and Species Evolution* (eds Hoorn C, Wesselingh F), 1st ed, 386–404. Wiley-Blackwell.

Araújo, M. B., Thuiller, W., & Pearson, R. G. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1712-1728.

Ávila-Pires, T. C. (1995). Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologisch everhandelingen*, 299(1), 1-706.

Bittencourt, S. A insularização como agente de fragmentação florestal em comunidades de lagartos na Amazônia Central. 2008. 40 f. Dissertação (Biologia (Ecologia)) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas.

Borges, S. H. & Da Silva, J. M. (2012). A new area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro Basin. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124(1), 15-23.

Brasil, 1978. Projeto RADAMBRASIL. Folha SB.20 Purus; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra (Ed. Mineral, D.N.P.), Vol. 17. p. 566.

Buckley, L. B., & Jetz, W. (2010). Lizard community structure along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 358-365.

Carvalho Jr, E. A. R., Lima, A. P., Magnusson, W. E. & Albernaz, A. L. K. (2008). Long-term effect of forest fragmentation on the Amazonian gekkonid lizards, *Coleodactylus amazonicus* and *Gonatodes humeralis*. *Austral Ecology*, 33(6), 723-729.

Costa, G. C., Wolfe, C., Shepard, D. B., Caldwell, J. P., & Vitt, L. J. (2008). Detecting the influence of climatic variables on species distributions: a test using GIS niche-based models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography*, 35(4), 637-646.

Cracraft, J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological monographs*, 36, 49-84.

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.

Dias-Terceiro, R. G., Kaefer, I. L., Fraga, R., Araújo, M. C., Simões, P. I., & Lima, A. P. (2015). A Matter of Scale: Historical and Environmental Factors Structure Anuran Assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. *Biotropica*, 47(2), 259-266.

Doebeli, M., & Dieckmann, U. (2003). Speciation along environmental gradients. *Nature*, 421(6920), 259-264.

Endler, J. A. (1977). Geographic variation, speciation, and clines. *Monographs in Population Biology*, 10, 1-246.

Fearnside, P. M. (2014). Impacts of Brazil's Madeira River Dams: Unlearned lessons for hydroelectric development in Amazonia. *Environmental Science & Policy*, 38, 164-172.

Fearnside, P. M., & de Alencastro Graça, P. M. L. (2006). BR-319: Brazil's Manaus-Porto Velho Highway and the potential impact of linking the arc of deforestation to central Amazonia. *Environmental Management*, 38(5), 705-716.

Fernandes, A. M. (2013). Fine-scale endemism of Amazonian birds in a threatened landscape. *Biodiversity and Conservation*, 22(11), 2683-2694.

Fraga, R., Lima, A. P. & Magnusson, W. E. (2011). Mesoscale spatial ecology of a tropical snake assemblage: the width of riparian corridors in central Amazonia. *The Herpetological Journal*, 21(1), 51-57.

Gardner, T. A., Barlow, J., & Peres, C. A. (2007). Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138(1), 166-179.

Greenpeace Brasil (2009). BR-319 - Projeto de Re-construção. Contribuições ao processo de Licenciamento e Análise do Estudo de Impactos Ambientais. Disponível em <<http://www.greenpeace.org/brasil>>. Acesso em 15 agosto 2014.

Guisan, A., & Hofer, U. (2003). Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *Journal of Biogeography*, 30(8), 1233-1243.

Haffer, J. R. (1997). Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, 6, 451-476.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978.

Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357-366.

Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In *Biology of the Reptilia*, vol 12, 1982pp, 25-91.

Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Pérez, H. J. Á., & Garland, T. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276, 1939-1948.

Isaak, D. J., & Rieman, B. E. (2013). Stream isotherm shifts from climate change and implications for distributions of ectothermic organisms. *Global Change Biology*, 19(3), 742-751.

Jones, M. M., Tuomisto, H., Clark, D. B., & Olivas, P. (2006). Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94(1), 181-195.

Juen, L., & De Marco Jr, P. (2012). Dragonfly endemism in the Brazilian Amazon: competing hypotheses for biogeographical patterns. *Biodiversity and Conservation*, 21(13), 3507-3521.

Karr, J. R., & Freemark, K. E. (1983). Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. *Ecology*, 64(6), 1481-1494.

Laurance, W. F., & Balmford, A. (2013). Land use: a global map for road building. *Nature*, 495(7441), 308-309.

Leite, R. N., & Rogers, D. S. (2013). Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Organisms Diversity & Evolution*, 13(4), 639-664.

Lobão, P. S. P. Associações no uso do hábitat por cinco espécies de lagartos amazônicos. 2008. 50 f. Dissertação (Biologia(Ecologia)) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas.

Macedo, L. C., Bernarde, P. S. & Abe, A. S. (2008). Lagartos (Squamata: Lacertilia) em áreas de floresta e de pastagem em Espigão do Oeste, Rondônia, sudoeste da Amazônia, Brasil. *Biota Neotropica*, 8(1), 133-139.

Magnusson, W. E., Braga-Neto, R., Pezzini, F., Baccaro, F. B., Bergallo, H., Penha, J., Rodrigues, D., Verdade, L. M., Lima, A., Albernaz, A., Hero, J. M., Lawson, B., Castilho, C., Drucker, D., Franklin, E., Mendonça, F., Costa, F., Galdino, G., Castley, G., Zuanon, J., Vale, J., Santos, JLC., Luizão, R., Cintra, R., Barbosa, R. I., Lisboa, A., Koblitz, R. V., Cunha, C. N. and Pontes, A. R. M., 2013. Biodiversidade e monitoramento ambiental integrado. São Paulo: Áttema. 356 p

Maldonado, F. D., E. W. H. Keizer, P. M. L. A. Graça, P. M. Fearnside & C. S. Vitel. 2012. Previsão temporal da distribuição espacial do desmatamento no interflúvio Purus-Madeira até o ano 2050. Pp. 183-196 In: W.C. de Sousa Junior, A. V. Waichman, P. A. Sinisgalli, C. F. de Angelis & A. R. Romeiro (eds.) *Rio*

Purus: Água, Território e Sociedade na Amazônia Sul-Occidental. LibriMundi, Goiânia, Goiás. 282 pp.

Menin, M., Lima, A. P., Magnusson, W. E., & Waldez, F. (2007). Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: mesoscale spatial patterns. *Journal of Tropical Ecology*, 23(05), 539-547.

Moraes, L. F. P. Diversidade Beta Em Comunidades De Lagartos Em Duas Ecorregiões Distintas Na Amazônia. 2008. 40 f. Dissertação (Biologia(Ecologia)) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas.

MPEG. Museu Paraense Emílio Goeldi. Disponível em: <<http://www.museu-goeldi.br/censo>>. Acesso em: 31 junho 2016.

Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53-74.

Pinto, M. G. Diversidade beta, métodos de amostragem e influência de fatores ambientais sobre uma comunidade de lagartos na Amazônia Central. 2006. 91 f. Tese (Biologia(Ecologia)) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Amazonas.

Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio). 2012. Repositório de dados do PPBio. Disponível em <<http://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>>. Acesso em 02/09/2014.

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL

Rojas-Ahumada, D. P., Landeiro, V. L., & Menin, M. (2012). Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Austral Ecology*, 37(8), 865-873.

Rutschmann, A., Miles, D. B., Galliard, L., Richard, M., Moulherat, S., Sinervo, B., & Clobert, J. (2016). Climate and habitat interact to shape the thermal reaction norms of breeding phenology across lizard populations. *Journal of Animal Ecology*, 85(2), 457-466.

Schietti, J., Martins, D., Emilio, T., Souza, P.F., Levis, C., Baccaro, F.B., da Veiga Pinto, J.L.P., Moulatlet, G.M., Stark, S.C., Sarmiento, K., de Araújo, R.N.O., Costa, F.R.C., Schöngart, J., Quesada, C.A., Saleska, S.R., Tomasella, J., Magnusson, W.E. 2016. Forest structure along a 600 km transect of natural disturbances and seasonality gradients in central southern Amazonia. *Journal of Ecology*, 104(5), 1335–1346.

Shuttleworth, C., Mouton, P. L. F. N., & Van Niekerk, A. (2013). Climate and the evolution of group-living behaviour in the armadillo lizard (*Ouroborus cataphractus*). *African Zoology*, 48(2), 367-373.

Silva, J. D., Rylands, A. B., & Fonseca, G. D. (2005). The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*, 19(3), 689-694.

Smith, B.T., McCormack, J.E., Cuervo, A.M., Hickerson, M.J., Aleixo, A., Cadena, C.D., Pérez-Emán, J.L., Burney, C.W., Xie, X., Harvey, M.G., Faircloth, B.C., Glenn, T.C., Derryberry, E.P., Prejean, J., Fields, S. & Brumfield, R.T. (2014) The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515(7527), 406-409.

Terborgh, J. (1971). Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 52(1), 23-40.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., & Linna, A. (1995). Dissecting amazonian biodiversity. *Science*, 269(5220), 63-66.

Uetz, P. (2010) The original descriptions of reptiles. *Zootaxa*, 2334, 59–68

Vanzolini, P. E. (1968). Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). *Arquivos de Zoologia*, 17(1), 1-84.

Vitt, L. J., Souza, R. A., Sartorius, S. S., Avila-Pires, T. C. S., & Espósito, M. C. (2000). Comparative ecology of sympatric Gonatodes (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. *Copeia*, 2000(1), 83-95.

Vitt, L. J., Sartorius, S. S., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. A., & Espósito, M. C. (2005). Small in a big world: ecology of leaf-litter geckos in new world tropical forests. *Herpetological Monographs*, 19(1), 137-152.

Vitt, L., Colli, G. R., Caldwell, J. P., Mesquita, D. O., Garda, A. A., & França, F. G. (2007). Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, 41(4), 654-663.

Vitt, L.J., magnusson, W.E., Avila-Pires, T.C. & Lima, A.P. 2008. Guia de lagartos da Reserva Adolpho Ducke: Amazônia Central. Editora Attema, INPA, Manaus, 176p.

Waldez, F., Menin, M., & Vogt, R. C. (2013). Diversity of amphibians and Squamata reptilians from lower Purus River Basin, Central Amazonia, Brazil. *Biota Neotropica*, 13(1), 300-316.

Wallace, A. R. (1854). On the monkeys of the Amazon. *Journal of Natural History*, 14(84), 451-454.

Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*, 3(4), 385-397.

Williams, S. E., Bolitho, E. E., & Fox, S. (2003). Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1527), 1887-1892.

Woinarski, J. C. Z., Fisher, A., & Milne, D. (1999). Distribution patterns of vertebrates in relation to an extensive rainfall gradient and variation in soil texture in the tropical savannas of the Northern Territory, Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 15(04), 381-398.

Woodward, F. I., & Williams, B. G. (1987). Climate and plant distribution at global and local scales. *Plant Ecology*, 69(1), 189-197.

Ximenes, A. C. Mapas auto-organizáveis para a identificação de ecorregiões no interflúvio Madeira-Purus: uma abordagem da biogeografia ecológica. 2008. 155f. Dissertação (Sensoriamento remoto) - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos.

Zug, G. R., Vitt, L., & Caldwell, J. P. (2001). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.

APENDICE – ESTUDOS PRÉVIOS A RESPEITO DA RELAÇÃO ENTRE ASSEMBLEIAS ANIMAIS (HERPETOFAUNA) E VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA AMAZÔNIA

Autor(es)	Grupo de estudo	Escala	Variáveis utilizadas	Variáveis significativas
Pinto (2006)	Lagartos	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Densidade de árvores; - Profundidade da liteira; - Porcentagem de argila no solo; - Inclinação do terreno. 	<ul style="list-style-type: none"> - Densidade de árvores e porcentagem de argila no solo tiveram efeito fraco e negativo. - Outras variáveis não foram significativas na RFAD.
Lobão (2008)	Lagartos	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Altitude; - Inclinação do terreno; - Porcentagem de argila no solo; - Incidência de luz. - Disponibilidade de alimentos 	<ul style="list-style-type: none"> - Pouca influência das variáveis ambientais na área estudada.
Carvalho <i>et al.</i> (2008)	Lagartos	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Fragmentação 	<ul style="list-style-type: none"> - Ambas as espécies foram negativamente afetadas pela fragmentação.
Bittencourt (2008)	Lagartos	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Fragmentação - Densidade de árvores e palmeiras - Profundidade da liteira 	<ul style="list-style-type: none"> - Todas as variáveis afetaram as espécies do estudo, sendo que algumas espécies sofreram mais efeito de uma variável específica.
Vitt <i>et al.</i> (2007)	Lagartos	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Massa de liteira - Densidade de árvores - Número de tocas no chão - Número de ninho de cupins até 6 m - Distância até a árvore mais próxima - Circunferência do tronco (como medida do tamanho da árvore) - Número de troncos caídos 	<ul style="list-style-type: none"> - Liteira, densidade de árvores (dossel mais aberto) e número de troncos caídos tiveram maior influência na ausência ou presença das espécies.

Continuação

Moraes (2008)	Lagartos	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Abertura de dossel e incidência de luz - Inclinação do terreno - Disponibilidade de alimentos -Altitude 	- Somente abertura do dossel e inclinação do terreno tiveram efeito significativo sobre a composição de espécies.
Menin <i>et al.</i> (2007)	Anuros com reprodução terrestre	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Textura do solo - Inclinação - Profundidade da liteira - Número de árvores - pH - Inclinação 	- A textura do solo, inclinação e pH influenciaram a maioria das espécies.
Ahumada <i>et al.</i> (2012)	Anuros	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Altitude - Profundidade da liteira - Porcentagem de argila 	- Proporção de argila no solo e profundidade da liteira foram as variáveis mais significativas.
Dias – Terceiro <i>et al.</i> (2015)	Anuros	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Estrutura da vegetação - Cobertura de vegetação - Nutrientes do solo - Estrutura do solo - Inclinação - Elevação e distância da margem do rio 	- As variáveis que tiveram uma contribuição mais significativa foram elevação, porcentagem de argila no solo (estrutura do solo) e estrutura da vegetação, porém em apenas uma margem do rio.
Fraga <i>et al.</i> (2011)	Serpentes	Meso	<ul style="list-style-type: none"> - Profundidade da liteira - Porcentagem de argila no solo - Inclinação - Profundidade do córrego 	- Os autores não tiveram indicação de que o número de espécies teve qualquer relação com as variáveis do estudo. O que foi observado foi uma diferenciação na composição de espécies entre áreas ripárias e não ripárias.

