



INSULARIZAÇÃO DO CERRADO: COMUNIDADE DE
LAGARTOS E RESPOSTAS ADAPTATIVAS DE *Gymnodactylus
amarali* EM ILHAS ARTIFICIAIS NO RESERVATÓRIO DA UHE
SERRA DA MESA

MARIANA ELOY DE AMORIM

TESE DE DOUTORADO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

**Departamento de Engenharia Florestal
Faculdade de Tecnologia
Universidade de Brasília**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA FACULDADE DE TECNOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

INSULARIZAÇÃO DO CERRADO: COMUNIDADE DE
LAGARTOS E RESPOSTAS ADAPTATIVAS DE *Gymnodactylus*
amarali EM ILHAS ARTIFICIAIS NO RESERVATÓRIO DA UHE
SERRA DA MESA

MARIANA ELOY DE AMORIM

Orientador: REUBER ALBUQUERQUE BRANDÃO

TESE DE DOUTORADO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

PUBLICAÇÃO: PPGEFL.TD – 058/2015

BRASÍLIA/DF, JULHO – 2015

FOLHA DE APROVAÇÃO DA BANCA EXAMINADORA

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE DE TECNOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

“INSULARIZAÇÃO DO CERRADO: COMUNIDADE DE LAGARTOS E
RESPOSTAS ADAPTATIVAS DE *Gymnodactylus amarali* EM ILHAS
ARTIFICIAIS NO RESERVATÓRIO DA UHE SERRA DA MESA”

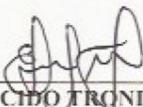
MARIANA ELOY AMORIM

TESE DE DOUTORADO SUBMETIDA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS, DO DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL, DA FACULDADE DE TECNOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA, COMO PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR.

APROVADA POR:



Prof^o Dr. REUBER ALBUQUERQUE BRANDÃO (Departamento de Engenharia Florestal – EFL/UnB);
(Orientador)



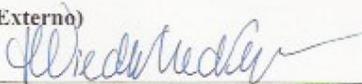
Prof^o Dr. ERALDO APARECIDO TRONDOLI MATRICARDI (Departamento de Engenharia Florestal – EFL/UnB);
(Examinador Interno)



Prof^o Dr. JOSÉ ROBERTO RODRIGUES PINTO (Departamento de Engenharia Florestal – EFL/UnB);
(Examinador Interno)



Prof^o Dr. DANIEL OLIVEIRA MESQUITA (Universidade Federal da Paraíba – UFPB);
(Examinador Externo)



Prof^a Dra. HELGA CORREA WIEDERHECKER (Instituto de Biologia – IB/UnB);
(Examinador Interno/Externo)

Prof^o Dr. ALDICIR OSNI SCARIOT (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA/DF).
(Examinador Suplente)

Brasília-DF, 08 de julho de 2015.

FICHA CATALOGRÁFICA

AMORIM, MARIANA ELOY DE

Insularização do Cerrado: comunidade de lagartos e respostas adaptativas de *Gymnodactylus amarali* em ilhas artificiais no reservatório da UHE Serra da Mesa

xii, 94p (EFL/FT/UNB), Doutor, Tese de Doutorado – Universidade de Brasília, Faculdade de Tecnologia, Departamento de Engenharia Florestal, 2015.

1. Efeitos de isolamento
2. Mudanças adaptativas
3. Ecologia de populações

I. EFL/FT/UNB

II. Título (série)

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

Amorim, M. E. 2015. Insularização do Cerrado: comunidade de lagartos e respostas adaptativas de *Gymnodactylus amarali* em ilhas artificiais no reservatório da UHE Serra da Mesa. Tese de Doutorado em Ciências Florestais, Publicação PPGEFL.TD - XX/2015, Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 94p.

CESSÃO DE DIREITOS

AUTOR: Mariana Eloy de Amorim

TÍTULO: Insularização do Cerrado: comunidade de lagartos e respostas adaptativas de *Gymnodactylus amarali* em ilhas artificiais no reservatório da UHE Serra da Mesa

GRAU: Doutor

ANO: 2015

É concedida a Universidade de Brasília e quem mais interessar, a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Mariana Eloy de Amorim

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Wilma e Ivan, por me darem todas as oportunidades para que eu chegasse onde quisesse. Obrigada pelo incentivo, apoio, orientação, ensinamentos, conversas, confiança, carinho, força e amor que vocês me deram em todas as minhas escolhas. Obrigada por sempre acreditar em mim e passar a segurança de que, aconteça o que for, eu sempre terei um “colo” para me encostar e uma casa para voltar. Amo muito vocês!

Aos meus irmãos, Bruna, Paulo e Gregório e aos meus amigos “quase irmãos” que, mesmo a maioria não entendendo quase nada do que eu estava fazendo (risos!), sempre acreditaram em mim, me apoiaram e nunca me faltaram. Aos colegas do LAFUC, pelas conversas, sugestões, ajudas, cafês, farofas divididas no almoço e tão boa convivência. À todos aqueles que participaram direta ou indiretamente deste trabalho, como a Tayna e o Leo Gomes, pela super força braçal e emocional em Serra da Mesa. Ao pessoal lá de Minaçu, Reinaldo, Anselmo e Toninho. Ao Derek Turker, Lucile, Heury Fer e Marcel Bernucci por me ajudarem na estatística. Maria Cristina Gallego, por ter me ensinado a identificar os artrópodes digeridos nos estômagos dos lagartos. Mariana Severo e Leonardo Machado por ajudarem na minha eterna busca de padrões filogenéticos em Serra da Mesa (idéia da qual ainda não desisti!). Especialmente você Mari, que abraçou a idéia e passou horas, dias e meses quebrando a cabeça comigo e me dando todo o suporte profissional e pessoal. E claro, a Erika Carvalho, pela eterna paciência com os mapas.

Ao Gui (Guilherme Santoro) e Carolzinha (Anna Carolina Lins), que além de grandes amigos e família de Serra da Mesa, são parte super importante deste trabalho. Não sei o que teria sido de mim sem vocês. Obrigada por estarem sempre por perto e fazer tudo ficar tão mais leve!

Agradeço de coração ao Tom e ao Dave (prof. Thomas Schoener e David Spiller, Universidade da Califórnia) por terem me acolhido como família em um país completamente estranho pra mim, e terem se dedicado tanto ao meu projeto e me dado todo o suporte que precisei. Vocês são grandes responsáveis no meu desenvolvimento acadêmico.

E é claro ao meu orientador Reuber Brandão, que mesmo fazendo milhões de coisas ao mesmo tempo, sempre arrumou um tempinho pra mim. Obrigada por ter me dado a oportunidade de trabalhar com você, por ter me acolhido em seu laboratório, por ter me orientado e por todos os ensinamentos. Aprendi muito nestes quatro anos. Saio do doutorado com visão mais crítica da ciência e do mundo.

Agradeço também à Universidade de Brasília pelo apoio financeiro, logístico e estrutural. Ao Departamento de Engenharia Florestal e ao Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação pelo suporte. Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e a todos os seus funcionários, em especial ao Chiquinho e ao Pedro, por serem sempre tão atenciosos. Chiquinho, você é um anjo! E a CAPES pela concessão de bolsa de estudos aqui e no exterior, possibilitando a realização deste estudo.

Por fim, agradeço a TODOS que de alguma forma contribuíram para a realização desse trabalho.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO GERAL

Ambientes naturais são constantemente convertidos em fragmentos isolados por atividades humanas, trazendo impactos negativos aos ecossistemas e à biodiversidade. Entender os processos ecológicos nestes eventos e compreender como as espécies respondem a este tipo de perturbação é importante para a adoção de medidas conservacionistas. Ilhas continentais são excelentes modelos para o estudo dos efeitos do isolamento de populações, principalmente quando monitoradas desde a sua formação e por longos períodos tornando, processos ecológicos mais facilmente observáveis. No presente estudo, além de descrever a fauna de lagartos em área de Cerrado, avaliei os impactos gerados por processos de insularização em populações de lagartos endêmicos do Cerrado *Gymnodactylus amarali*. Para isso, realizei análise espacial e temporal em ilhas continentais de um reservatório hidrelétrico em área de Cerrado, acompanhando o processo de insularização durante 15 anos. Observei mudanças na ecologia e na morfologia da espécie, associadas aos efeitos da fragmentação de hábitat. Depois de 15 anos de isolamento, os lagartos apresentaram maior amplitude de nicho alimentar e morfologia mais adaptada ao consumo de novos alimentos, em comparação com os lagartos nas margens do reservatório. Tal resultado é possivelmente associado à liberação de recursos proveniente da redução da riqueza de lagartos nas ilhas. Observei o aumento na densidade de *G. amarali* nas ilhas pelo menos até cinco anos após o início do enchimento do reservatório. Esse aumento na densidade foi associado a queda na condição corporal destes animais. Este adensamento foi temporário, antecedendo a liberação ecológica. Encontrei evidências de que a formação de ilhas continentais molda finamente e de forma previsível a estrutura das espécies em comunidade ecológicas e ilustra que populações de lagartos podem responder rapidamente e em paralelo a mudanças ecológicas.

Palavras-chave: Ilhas continentais; isolamento; fragmentação de hábitat; ecologia de populações; mudanças adaptativas.

GENERAL ABSTRACT

Natural environments are frequently converted into isolated fragments by human activities, which causes negative impacts to ecosystems and biodiversity. Understanding the ecological processes of these events and how species respond to them is important in order to establish conservation measures. Land-bridge islands are excellent models for studying the effects of population isolation, especially when they are observed since the beginning of their formation and for long periods of time, enabling the ecological and evolutionary processes to be more easily identified. In this study, in addition to describing the fauna of lizards in a Cerrado area, I examined the impacts generated by insularization processes in populations of Cerrado endemic lizards, *Gymnodactylus amarali*. In order to do so, spatial and temporal analyzes were made in land-bridge islands of a hydroelectric reservoir in a Cerrado area, the insularization process was monitored for 15 years. I observed changes in the ecology and morphology of the species associated with the effects of the fragmentation. After 15 years of isolation, lizards showed a wider food niche breadth on the islands, and a more adapted morphology to the consumption of new type of foods than the lizards on the margin of the reservoir. This result is possibly associated with the release of resources originated from the reduction of richness on the islands. I observed increase in density of *G. amarali* in islands for at least until five years after the reservoir started to be filled. Crowding was associated with a decrease in the body condition of these animals. Crowding was temporary, preceding the ecological release. I have found evidences that the formation of land-bridge islands shapes thinly and predictably the structure of species in ecological communities, and that populations can respond quickly and in parallel to environmental changes.

Key words: Land-bridge islands; isolation; habitat fragmentation; population ecology; adaptive changes.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE FIGURAS	xi
1. INTRODUÇÃO	1
1.1 REFERENCIAL TEÓRICO	5
<i>O Cerrado como paisagem ameaçada</i>	5
<i>A fragmentação e suas consequências sobre a biodiversidade</i>	8
<i>Lagartos como objeto de estudo</i>	13
<i>Serra da Mesa</i>	14
1.2. METODOLOGIA GERAL	18
<i>Área de estudo</i>	18
<i>Coleta de dados</i>	21
<i>Espécie Alvo</i>	23
2. COMUNIDADE DE LAGARTOS EM ÁREAS DE CERRADO 15 ANOS APÓS A FORMAÇÃO DO RESERVATÓRIO DA UHE DE SERRA DA MESA, GOIÁS ...	25
2.1 INTRODUÇÃO	25
2.2 RESULTADOS	26
2.3 DISCUSSÃO	32
2.4 CONCLUSÃO	35
3. MUDANÇAS ADAPTATIVAS NA DIETA E MORFOLOGIA DE LAGARTOS EM ILHAS RECENTEMENTE FORMADAS	36
RESUMO	36
ABSTRACT	37
3.1 INTRODUÇÃO	38
3.2 METODOLOGIA	40
<i>Área de Estudo</i>	40
<i>Procedimentos de campo</i>	41
<i>Procedimentos de laboratório</i>	41
<i>Métodos Estatísticos</i>	41
3.3 RESULTADOS	43

<i>Dieta</i>	43
<i>Morfologia</i>	45
3.4 DISCUSSÃO	48
3.5 CONCLUSÃO	51
4. EFEITOS DO ADENSAMENTO EM UM LAGARTO ESPECIALISTA (<i>Gymnodactylus amarali</i> (Gekkonidae)) EM ILHAS CONTINENTAIS ARTIFICIAIS	53
RESUMO	53
ABSTRACT	54
4.1 INTRODUÇÃO	55
4.2 METODOLOGIA	57
<i>Área de Estudo</i>	57
<i>Procedimentos de campo</i>	58
<i>Densidade de <i>Gymnodactylus amarali</i></i>	58
<i>Condição corporal: Massa e comprimento rostro-cloacal (CRC)</i>	59
<i>Disponibilidade e utilização de recurso</i>	59
4.3 RESULTADOS	61
<i>Densidade de <i>G. amarali</i></i>	61
<i>Condição Corporal</i>	64
<i>Disponibilidade de recursos</i>	65
4.4 DISCUSSÃO	67
4.5 CONCLUSÃO	71
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	72
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	74

LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1. Espécies de lagartos amostradas nas áreas do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás, nos anos de 1996, 2001 e 2011. Dados de Pavan (2007) foram incluídos para comparação. (nr = não registrado em nenhuma localidade; CL-VE = Campo Limpo e Vereda; CE-CD = Cerrado e Cerrado Denso; MG = Mata de Galeria). (*) Espécies endêmicas	28
Tabela 2.2. Lacertofauna em 11 localidades do Cerrado. S = riqueza de espécies; F = número de famílias; n = número de espécies; PN = Parque Nacional; EE = Estação Ecológica e APA = Área de Proteção Ambiental	32
Tabela 3.1. Largura de nicho (<i>B</i>) alimentar para populações de <i>Gymnodactylus amarali</i> em ilhas e nas margens do reservatório da Usina Hidroelétrica de Serra da Mesa, Goiás, usando o inverso do índice de diversidade de Simpson (Simpson 1949)	44
Tabela 4.1. O uso de cupinzeiros por <i>Gymnodactylus amarali</i> na área amostrada no reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa antes do enchimento do reservatório (1996) e nas ilhas e margens para 2001 e 2011. (na = não se aplica, da = dados ausentes). A quantidade de parcelas (72 m ²) por localidade, no ano de 1996, está representada dentro dos parênteses	62
Tabela 4.2. Médias e desvio padrão (DP) dos resíduos da regressão linear entre os valores agrupados do ln de CRC e ln da massa corporal de todas as populações de <i>G. amarali</i> (N = tamanho amostral). (Adaptada de Lins 2013)	65

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Limites do bioma Cerrado mostrando os remanescentes de vegetação nativa (Fonte: MMA/IBAMA 2011)	6
Figura 1.2. Foto aérea da barragem da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa sobre o rio Tocantins, Goiás. Fonte: Furnas Centrais Elétricas	15
Figura 1.3. Municípios da área de influência direta da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás	16
Figura 1.4. Parte do Reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. B. Ilha formada pelo enchimento do reservatório da UHE	17
Figura 1.5. Imagem aérea do setor 1 do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra Mesa, Goiás. O local onde estão as ilhas e margens amostradas em todos os anos está circulado em amarelo. Obs: na foto as ilhas ainda estão em fase de formação. Fonte: Serra da Mesa Blogspot	19
Figura 1.6. Figura 1.6. Ilhas (I) e áreas de margem (M) amostradas do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Áreas amostradas em 1996: I1, I23, I34, I35, M41 e M42. Em 2001: I34, I35, I37, I38, Ilhota, M1, M2, M5, M41 e M42 (Brandão 2002). Em 2011, todas as áreas em vermelho: I34, I35, I37, I38, IX, M1, M2, M3, M4 e M5. Áreas amostradas em 1996 e 2001, mas não amostradas em 2011, estão em azul. As áreas I34, I35, I37, I38, M1, M2 e M5 foram amostrados em todos os anos ...	20
Figura 1.7. Amostragem exaustiva em quadrados. 1.7A. Montagem das parcelas; 1.7B. Parcela após a remoção da vegetação pelo fogo.....	22
Figura 1.8. Laboratório de campo para triagem e coleta de lagartos	23
Figura 1.9. Macho adulto de <i>Gymnodactylus amarali</i> (Gekkonidae), amostrado na área do reservatório da Usina Hidroelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Foto: Guilherme Santoro	24
Figura 2.1. Fauna de lagartos amostrada nas áreas do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Fotos: (1) Laurie J. Vitt; (2), (3), (5), (6), (8), (9), (10), (13), (14) e (18) Guilherme Santoro; (4) e (11) Carlos Cândido; (7) desconhecido; (12) Cristiano Nogueira; (15) David G. Barkasy; (16) Ivan Sazima; (17) Daniel Passos; e, (16) desconhecido	30
Figura 3.1. Tamanho médio de presa (3.1A) e comprimento de cabeça (3.1B) em função do tamanho corporal (CRC) para <i>Gymnodactylus amarali</i> em ilhas e nas margens do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Cada ponto é um indivíduo separado	45

Figura 3.2. Média dos resíduos de tamanho de cabeça provenientes de regressão linear do comprimento de cabeça vs CRC de <i>Gymnodactylus amarali</i> de cinco ilhas e cinco áreas de margens do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás	46
Figura 3.3. Média dos resíduos de tamanho de cabeça provenientes de regressão linear do comprimento de cabeça vs CRC de fêmeas (3.3A) e machos (3.3B) de <i>Gymnodactylus amarali</i> de três ilhas e três áreas de margens do reservatório da usina Hidroelétrica de Serra da Mesa, Goiás	47
Figura 4.1. Variação ao longo dos anos na densidade média (cinza) e na condição corporal (vazado) de <i>Gymnodactylus amarali</i> amostrado no reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás	64
Figura 4.2. Regressão linear entre volume de cupinzeiros e o número de indivíduos de <i>Gymnodactylus amarali</i> por cupinzeiro, em 2001, nas ilhas e margens do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás	67
Figura 1.1. Limites do bioma Cerrado mostrando os remanescentes de vegetação nativa (MMA/IBAMA 2011).	6
Figura 1.2. Macho adulto de <i>Gymnodactylus amarali</i> (Gekkonidae) da Serra da Mesa, Goiás. Foto: Guilherme Santoro	14
Figura 1.3. Foto aérea da barragem de Serra da Mesa sobre o rio Tocantins. Fonte: Furnas Centrais Elétricas	15
Figura 1.4. Municípios da área de influência direta da UHE Serra da Mesa	16
Figura 1.5. A. Parte do Reservatório de Serra da Mesa. B. Ilha formada pelo alagamento.....	17
Figura 1.6. Imagem aérea do setor 1 do reservatório de Serra Mesa. O local onde estão as ilhas e margens amostradas em todos os anos está circulado em amarelo. Obs: na foto as ilhas ainda não estão completamente formadas. Fonte: Serra da Mesa Blogspot	18
Figura 1.7. Ilhas (I) e áreas de margem (M) amostradas do reservatório de Serra da Mesa. Áreas amostradas em 1996: I1, I23, I34, I35, M41 e M42. Em 2001: I34, I35, I37, I38, Ilhota, M1, M2, M5, M41 e M42 (Brandão 2002). Em 2011, todas as áreas em vermelho: I34, I35, I37, I38, IX, M1, M2, M3, M4 e M5. Áreas amostradas em 1996 e 2001, mas não amostradas em 2011, estão em azul . As áreas I34, I35, I37, I38, M1, M2 e M5 foram amostrados em todos os anos.....	19
Figura 1.8. Amostragem exaustiva em quadrados. 1.8A. Montagem das parcelas; 1.8B.	

Parcela após a remoção da vegetação pelo fogo	23
Figura 1.9. Laboratório de campo para triagem e coleta de lagartos	24
Figura 2.1. Fauna de lagartos Serra da Mesa	41
Figura 3.1. Tamanho médio de presa (3.1A) e comprimento de cabeça (3.1B) em função do tamanho corporal (CRC) para <i>Gymnodactylus amarali</i> em áreas ilhas e margem do reservatório de Serra da Mesa. Cada ponto é um indivíduo.....	58
Figura 3.2. Média dos resíduos de tamanho de cabeça provenientes da regressão linear do comprimento de cabeça vs. comprimento rostro-cloacal de <i>Gymnodactylus amarali</i> de cinco ilhas e cinco áreas namargem do reservatório de Serra da Mesa	60
Figura 3.3. Média dos resíduos de tamanho de cabeça provenientes da regressão linear do comprimento de cabeça vs.comprimento rostro-cloacalde fêmeas (3.3A) e machos (3.3B) de <i>Gymnodactylus amarali</i> de três ilhas e três áreas namargem do reservatório de Serra da Mesa	61
Figura 4.1. Variação na densidade média (cinza) e condição corporal (vazado) de <i>Gymnodactylus amarali</i> ao longo dos anos.....	79
Figura 4.2. Regressão linear entre volume de cupinzeiros e o número de indivíduos de <i>Gymnodactylus amarali</i> por cupinzeiro nas ilhas e margens do reservatório de Serra da Mesa	82

Insularização do Cerrado: comunidade de lagartos e respostas adaptativas de *Gymnodactylus amarali* em ilhas artificiais no reservatório da UHE Serra da Mesa

1. INTRODUÇÃO

A conservação da biodiversidade é um dos maiores desafios da atualidade (Fahrig 2003, Machado *et al.* 2004, MMA/IBAMA 2011). Atualmente há uma crise global da biodiversidade causada pelo elevado nível de perturbações antrópicas nos ecossistemas naturais (Quinn & Harrison 1998, Fahrig 2003, Fischer & Lindenmayer 2007). Uma das principais consequências dessas perturbações é a fragmentação de ecossistemas, que pode culminar na perda expressiva de espécies (Burkey 1989, Templeton *et al.* 1990, Fischer & Lindenmayer 2007, Cushman 2006). No Cerrado, grande parte dos remanescentes naturais se encontra na forma de pequenos fragmentos (Vieira *et al.* 2006).

Muitos pesquisadores usam conceitos e pressupostos da Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI) (MacArthur & Wilson 1967) para explicar fenômenos observados em comunidades isoladas em fragmentos. A TBI postula que comunidades insulares exibem um equilíbrio dinâmico entre imigração de novas espécies para a ilha e extinção de espécies já existentes, processo que é diretamente influenciado pelo grau de isolamento e pela área da ilha (MacArthur & Wilson 1963, MacArthur & Wilson 1967, Simberloff 1974, Schoener 1988, Wu & Vankat 1995, Whittaker & Fernández-Palacios 2007). A TBI também prediz que essa perda de espécies em comunidades isoladas pode gerar menor competição interespecífica, “liberando” maior quantidade de recurso e permitindo às espécies remanescentes ampliarem seu nicho realizado e aumentarem em abundância (compensação de densidade), fenômeno conhecido como “liberação ecológica” (Diamond 1972, Losos & De Queiroz 1997, Mesquita *et al.* 2007). Este processo pode resultar também em alterações morfológicas nos indivíduos destas populações insulares, uma vez que a maior oferta de recursos pode selecionar favoravelmente características morfológicas que permitam a utilização deste recurso de forma mais eficiente (Losos & De Queiroz 1997, Des Roches *et al.* 2011).

Até que este ajuste da comunidade aconteça, alguns fenômenos imediatos e de caráter temporário podem ocorrer em ilhas ou fragmentos recém formados, promovendo mudanças ecológicas imediatas, como por exemplo, o aumento da densidade (Schmiegelow *et al.* 1997). Quando uma área natural é fragmentada, grande parte da fauna residente migra para remanescentes próximos em busca de novos abrigos e alimentos, causando adensamento nestas áreas (Schmiegelow *et al.* 1997, Bowman *et al.* 2002, MacReadie *et al.* 2010). Isto pode levar a alterações na disponibilidade de recursos e na intensidade de algumas interações ecológicas (competição e predação), influenciando, também a condição corporal dos indivíduos das espécies envolvidas (Amo *et al.* 2007).

A implementação de usinas hidrelétricas tem resultado em impactos negativos sobre a conservação da biodiversidade do Cerrado (Lima & Silva 2008). Fragmentação, isolamento de populações, perda de hábitat, redução na riqueza e abundância de espécies são apenas alguns dos efeitos destes empreendimentos (Brandão & Araújo 2008). Por outro lado, as ilhas formadas por reservatórios hidrelétricos podem representar uma boa oportunidade para se avaliar as respostas das comunidades aos processos de fragmentação (Lynam 1997, Diamond 2001, Whittaker & Fernández-Palacios 2007), pois ilhas artificiais permitem o controle experimental, um problema geralmente encontrado em estudos com ilhas naturais (Diamond 2001). Ilhas continentais atingem o equilíbrio através da perda de espécies (Diamond 1975), tornando-se interessantes nos estudos que focam processos relacionados à extinção. Elas são excelentes modelos para o estudo dos efeitos do isolamento em populações, permitindo estudar os impactos da perda de hábitat e fragmentação em formações naturais no continente e a realização do manejo adequado da biodiversidade (Whittaker & Fernández-Palacios 2007).

A Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, localizada na região norte de Goiás, tem representado, desde 1996, um verdadeiro laboratório para pesquisas sobre os efeitos da fragmentação de hábitat (Brandão 2002, Hass 2002, Brandão & Araújo 2008, Santoro 2012, Lins 2013). Estudos temporais de monitoramento da herpetofauna local, abordando aspectos da TBI, mostraram alguns dos impactos negativos gerados pelo isolamento (Brandão 2002, Santoro 2012, Lins 2013). No período de cinco anos, durante o enchimento do reservatório, houve diminuição na

riqueza de lagartos com a extinção de uma espécie (*Ameiva ameiva*, Teiidae) e aumento na abundância dos indivíduos remanescentes, provavelmente como consequência do deslocamento de indivíduos fugindo do alagamento (Brandão 2002). Dez anos depois do completo enchimento do reservatório ocorreu extinção de três espécies nas ilhas (*Norops meridionalis* e *Norops brasiliensis*, Dactyloidae; e, *Tropidurus* cf. *Montanus*, Tropiduridae), enquanto outras duas (*Cercosaura ocellata* e *Colobosaura modesta*, Gymnophthalmidae) parecem ter sido extintas também das margens do reservatório (Santoro 2012).

Neste estudo descrevo a composição de espécies em ilhas e margens formadas a partir do enchimento da UHE em Serra da Mesa. Também avalio os efeitos ecológicos dos processos de insularização ocorridos desde a formação do reservatório e a implementação da usina. Para isto, utilizei o lagarto especialista endêmico do Cerrado *Gymnodactylus amarali* (Gekkonidae) como modelo para testar teorias ecológicas. Analiso variações nos nichos alimentares e na morfologia entre populações de lagartos de ilhas e margens do reservatório, como resposta à insularização. Considerando a abordagem temporal, testo os efeitos imediatos da insularização (adensamento) e a relação da disponibilidade de recursos e condição corporal dos indivíduos. Para isso, além dos dados coletados em 2011 nas ilhas e margens do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, utilizei dados de monitoramentos anteriores, de antes do enchimento do lago, em 1996, e logo depois, em 2001 (Brandão 2002), perfazendo aproximadamente 15 anos de monitoramento da herpetofauna.

Este trabalho é dividido em cinco partes. O primeiro capítulo apresenta o referencial teórico para contextualizar o estudo e a metodologia geral do trabalho. O segundo é uma descrição da comunidade de lagartos em Serra da Mesa que é apresentado na forma de artigo a ser submetido à revista *Salamandra* (Qualis B2) sob o título: “Comunidade de lagartos em áreas de Cerrado 15 anos após a formação do reservatório da UHE de Serra da Mesa, Goiás”. O terceiro e quarto capítulos já estão no formato de artigos científicos. O terceiro, intitulado “Lagartos em ilhas recentemente formadas desenvolvem rapidamente e independentemente, mudanças adaptativas na dieta e na morfologia” foi submetido para publicação na revista *Ecology* (Qualis A1) sob o título “*Lizards on newly created islands*

independently and rapidly adapt in morphology and diet” com a colaboração do prof. Reuber Brandão (Orientador), prof. Thomas Schoener (UCDavis), prof. David Spiller (UCDavis), Anna Carolina Lins e Guilherme Santoro. O quarto, intitulado “Efeitos do adensamento em lagarto especialista: o uso de cupinzeiros, condição corporal e mudanças temporais na abundância em *Gymnodactylus amarali* (Gekkonidae) em ilhas continentais artificiais no Brasil Central”, está sendo revisado pelos autores para ser encaminhado para submissão na revista *Biotropica* (Qualis A2) sob o título: “*Crowding Effects on a Specialist Gecko: Termitaria Use, Body Condition and Abundance Changes in Gymnodactylus amarali (Gekkonidae) on Artificial Land-bridge Islands in Central Brazil*”, e colaboração do prof. Reuber Brandão (orientador), prof. Patrick Walsh (The University of Edimburgh), Anna Carolina Lins e Guilherme Santoro. Como o número de páginas é limitado nas revistas, e tentei ser o mais fiel possível aos artigos nos capítulos, o detalhamento metodológico e do tema é apresentado no capítulo 1. Finalmente, nas “Considerações finais”, apresento as conclusões gerais resultantes do conjunto do trabalho.

1.1. REFERENCIAL TEÓRICO

O Cerrado como paisagem ameaçada

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, superado apenas pela Floresta Amazônica. Ele cobre cerca de 2 milhões de km² (1/4 do território nacional), nos Estados de Goiás, Tocantins e Distrito Federal, parte dos Estados da Bahia, Ceará, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Piauí, Rondônia e São Paulo, além de áreas disjuntas ao norte dos estados do Amapá, Amazonas, Pará e Roraima, e ao Sul, em pequenas “ilhas” do Paraná (Nomiyama *et al.* 2000). Concentra cerca de 1/3 de toda biodiversidade nacional e 5% da mundial, além de ser considerado a mais rica savana do mundo (Nomiyama *et al.* 2000, Ribeiro & Tabarelli 2002). Sua biodiversidade é estimada em quase 12.000 espécies de plantas (Mendonça 2007) e mais de 2.500 espécies de vertebrados (MMA 2015), além de expressiva taxa de endemismo, especialmente em herbáceas e na herpetofauna (Klink & Machado 2005). A vegetação apresenta fitofisionomias florestais, savânicas e campestres. Estas formações vegetacionais são distribuídas em mosaicos complexos na paisagem (Sano & Almeida 1998, Ribeiro & Tabarelli 2002). A heterogeneidade espacial (a variação das fitofisionomias) é fator determinante para sua grande biodiversidade, tornando importante a manutenção do mosaico de vegetação natural do Cerrado (Machado *et al.* 2004).

O Cerrado apresenta altitudes que variam desde 300 m até quase 1.700 m (Ratter *et al.* 1997). Tem temperatura média na faixa de 20°C a 27°C e apresenta precipitação anual média de 1.500 mm (Klink & Machado 2005). O clima da região é sazonal, caracterizado por uma estação chuvosa, que geralmente se inicia no final de Setembro e dura até Abril, e outra seca que se estende por quatro a sete meses dependendo da região e coincide com os meses mais frios do ano (Furley & Ratter 1998, Klink & Machado 2005). A concentração de chuvas, sucedida por prolongada seca, exerce pressões adaptativas à vegetação do Cerrado, como a germinação das sementes na época das chuvas e crescimento radicular pronunciado nos primeiros estágios de desenvolvimento das plantas (Nomiyama *et al.* 2000). As folhas grossas, árvores com troncos grossos e retorcidos, representam também adaptações contra o fogo, frequente neste bioma (Matteucci *et al.* 1995).

A topografia suave predominante e solos bem desenvolvidos favorece as atividades agropecuárias (Ferreira *et al.* 2009), tornando o Cerrado um dos ecossistemas mais ameaçados por atividades antrópicas (Ratter *et al.* 1997, Silva & Bates 2002, Machado *et al.* 2004, Silva *et al.* 2006, Vieira *et al.* 2006, MMA/IBAMA 2011). Nas últimas décadas, as mudanças provocadas pelo homem têm sido intensas, ocasionando impactos de diferentes naturezas no solo, na água, na atmosfera e na biodiversidade (Gurgel *et al.* 2003, Klink & Machado 2005, Ferreira *et al.* 2007).

Estudos mostram que cerca de 50% do Cerrado já foi desmatado ou transformado pela ação humana (MMA/IBAMA 2011, França *et al.* 2015) (Figura 1.1), sendo que aproximadamente 0,32% foram perdidos entre 2009 e 2010 (MMA/IBAMA 2011). Em Goiás, único estado da federação totalmente inserido no Cerrado, a situação é ainda mais preocupante, com aproximadamente 63% da vegetação natural substituída pela atividade agropecuária (Ferreira *et al.* 2009). A expectativa é de que estes desmatamentos, que continuam ocorrendo a taxas que variam de 0,21% a 0,86% ao ano, sejam ainda mais intensificados, principalmente pela crescente demanda por biocombustíveis (Ferreira *et al.* 2009).

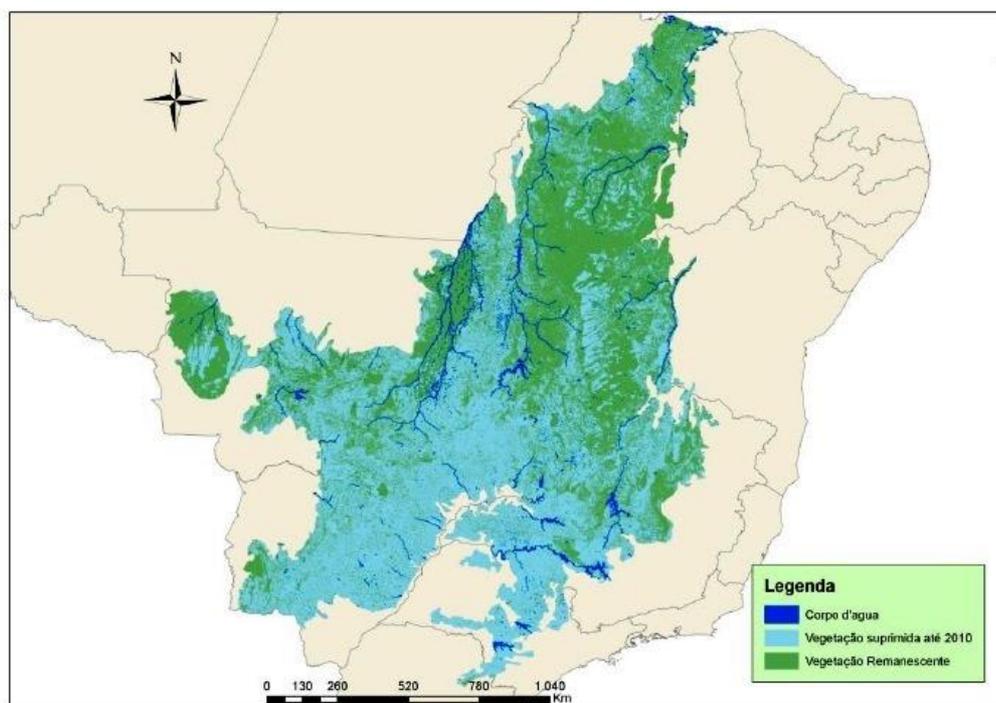


Figura 1.1. Limites do bioma Cerrado mostrando os remanescentes de vegetação nativa (Fonte: MMA/IBAMA 2011).

Fatos como estes, somados ao alto grau de endemismo que o bioma apresenta, faz com que o Cerrado seja, desde 1999, reconhecido internacionalmente como um *hotspot*, área ameaçada dotada de alta diversidade e endemismo, prioritária para a conservação da biodiversidade (Myers *et al.* 2000, Felfili & Felfili 2001, Myers 2003, Mittermeier *et al.* 2005, Vale & Felfili 2005, Vieira *et al.* 2006). Além disso, apenas 9% de sua área está protegida por unidades de conservação, sendo que apenas 6% corresponde a vegetação nativa, os outros 3% são áreas desmatadas dentro de áreas protegidas (Françoso *et al.* 2015). No atual ritmo de desmatamento, estima-se que em menos de 30 anos o Cerrado estará presente somente nas poucas Unidades de Conservação de Proteção Integral existentes no bioma (Machado *et al.* 2004).

Atualmente, um impacto negativo sobre este bioma tem sido causado pela implementação de Usinas Hidrelétricas (Hass 2002, Guimarães *et al.* 2004, Brandão & Araújo 2008). Além de representar o local de origem das grandes regiões hidrográficas brasileiras e do continente sul-americano (Lima & Silva 2007 *in*: Lima & Silva 2008), a produção hídrica no Cerrado é alta, devido principalmente a três fatores: chuvas abundantes na maior parte da sua área de abrangência (o que forma vários rios); relevo com grandes desníveis, abrangendo vários planaltos e chapadas; e características dos solos, profundos e com boa capacidade de retenção de água (Lima & Silva 2008). Essas características colocam o bioma em posição de destaque no planejamento e na construção de hidrelétricas.

A procura de substitutos para o petróleo como principal matriz energética e o fato da energia proveniente de hidrelétricas ser considerada uma das mais baratas e lucrativas (baixo custo de produção e elevada eficiência energética) (Balanço Energético Nacional 2011), faz com que cada vez mais áreas sejam suprimidas para a construção de barragens, trazendo sérias ameaças à biodiversidade (Lima & Silva 2008). A área inundada para a construção de reservatório quase sempre suprime grandes áreas de vegetação nativa, alagando nascentes, cavernas, matas ciliares e outros ambientes que abrigam espécies, muitas vezes restritas a eles, podendo causar a extinção das mesmas (Castaldi *et al.* 2003, Brandão & Araújo 2008).

Essa supressão da área nativa, além de alagar diversos ambientes, ocasionando a perda expressiva de habitats, causa também descontinuidade do habitat (Fahrig 1998). Isto pode levar ao processo de fragmentação de habitat, onde os topos de

morro não alagados formam ilhas, processo que pode ter efeitos significativos na dinâmica das populações residentes, independente da quantidade ou da qualidade do hábitat (Fahrig 1998, Cosson *et al.* 1999, Fahrig 2003, Moenting & Morris 2006, Fischer & Lindenmayer 2007, Prugha *et al.* 2008).

A fragmentação e suas consequências sobre a biodiversidade

A fragmentação de habitats naturais por atividades antropogênicas representa uma das maiores ameaças à conservação da biodiversidade (Colligne 1996, Battisti 2003). A estrutura e dinâmica de ecossistemas, bem como seus processos ecológicos, são diretamente afetados pela destruição, redução, transformação e isolamento de áreas (Soulé & Orians 2001). Redução nas taxas de fluxo gênico, mudanças nas interações ecológicas, impactos no comportamento de forrageio, dieta, morfologia e no sucesso reprodutivo de alguns animais (Templeton *et al.* 1990, Branch *et al.* 2003, Moenting & Morris 2006, Kremen *et al.* 2007) são apenas algumas das consequências deste processo. Efeitos como estes são fortes o suficiente para promover a diminuição na biodiversidade e levar à extinção local ou regional de espécies (Glor *et al.* 2001, Branch *et al.* 2003, Tabarelli *et al.* 2004, Fischer & Lindenmayer 2007, Prugha *et al.* 2008).

Estudos em ilhas têm se firmado como excelente modelo para a compreensão dos impactos que a perda de hábitat, fragmentação e isolamento podem causar sobre as populações naturais (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Por apresentarem biotas simples e grande variedade de tamanhos, formas, ambientes e graus de isolamento, além de ampla distribuição, elas são laboratórios naturais ideais que permitem o desenvolvimento e o teste de diferentes estudos e teorias (Wu & Vankat 1995, Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Nelas, processos ecológicos são mais facilmente observáveis (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Assim, estudos clássicos fornecendo amplo referencial teórico ou testando fenômenos insulares (MacArthur & Wilson 1963, 1967, Sauer 1969, Simberloff & Wilson 1969, Diamond 1972, Simberloff 1974, Case 1975, Diamond 1975, Diamond *et al.* 1976, Simberloff & Abele 1976, Newmark 1987, Case & Bolger 1991) representaram avanço na compreensão de processos decorrentes do isolamento de populações.

Alguns estudos, como os realizados com répteis em ilhas, mostraram que existem processos determinísticos capazes de moldar a estrutura da comunidade e que fatores históricos provavelmente exercem influência sobre estes processos (Cosson *et al.* 1999, Losos 2001, 2007, Calsbeek *et al.* 2009). Outros demonstraram que a competição e a predação são forças potentes moldando as comunidades e influenciando nas distribuições geográficas (Case 1975, Case & Bolger 1991, Foufopoulos & Ives 1999, Novosolov *et al.* 2013). Lagartos confinados em ilhas frequentemente mostram diferenças morfológicas e comportamentais quando comparados a seus co-específicos no continente (Novosolov *et al.* 2013) e a insularidade aumenta a sensibilidade das comunidades de lagartos para perda de espécies (Buckley & Jetz 2007). A formação de ilhas com a construção de uma usina hidrelétrica na Guiana Francesa modificou rapidamente a diversidade de vertebrados, independente das habilidades das espécies de se dispersarem sobre a água (Cosson *et al.* 1999). É importante ressaltar que diferentes espécies e ecossistemas diferentes possuem respostas diversas aos processos de fragmentação (Simberloff 1974, Diamond 1975).

A Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI) (MacArthur & Wilson 1967) é bastante utilizada para prever processos em sistemas insulares. Ela busca explicar como comunidades se comportam em áreas isoladas, fornecendo a base geral para a compreensão das relações entre padrões geográficos e os processos biológicos nestes sistemas (Simberloff 1974, Drake *et al.* 2002). Apesar de ter sido originalmente criada para fenômenos em ilhas, diversos pesquisadores também utilizam seus pressupostos para estudos em áreas fragmentadas. Através de ajustes adequados a cada situação e às novas informações geradas, a Teoria de MacArthur-Wilson continua a ocupar posição central na biogeografia e ecologia básica e aplicada (Wu & Vankat 1995).

Baseada no paradigma do Equilíbrio Dinâmico, a TBI postula que a riqueza das comunidades insulares depende do equilíbrio dinâmico entre imigração e extinção de espécies (MacArthur & Wilson 1967, Yu & Lei 2001), que por sua vez, são diretamente influenciadas pela área e o grau de isolamento da ilha (MacArthur & Wilson 1963, 1967, Simberloff 1974, Case 1975, Brown & Kodric-Brown 1977, Cosson *et al.* 1999, Terborgh *et al.* 2001, Drake *et al.* 2002). Dessa forma, a teoria prediz que fragmentos com áreas menores e mais isolados apresentarão menor riqueza

se comparados a fragmentos maiores e menos isolados. Isso se explica pelo fato da área atuar principalmente por meio da diversidade de habitats, ou seja, com o aumento de área, maior a disponibilidade de recursos, gerando maior número de habitats, permitindo o estabelecimento de mais espécies (MacArthur & Wilson 1967). Já o grau de isolamento afeta a taxa de imigração. Quanto mais afastado o fragmento de qualquer fonte colonizadora, mais dificuldade os organismos terão de dispersarem e colonizá-lo (MacArthur & Wilson 1967, Simberloff 1974, Diamond 1975, Begon *et al.* 2006, Oliveira 2006, Cicchi *et al.* 2009).

Desta forma, ilhas oceânicas recém-formadas (ou uma ilha qualquer a qual, por algum distúrbio, teve todos os seus organismos extintos), apresentam inicialmente alta taxa de imigração e baixa taxa de extinção, uma vez que ela ainda dispõe de grande variedade de habitats (Diamond 1975). À medida que estes ambientes vão sendo ocupados, a taxa de imigração diminui e a de extinção aumenta, até que o balanço entre elas crie novo equilíbrio dinâmico, o qual representará a riqueza esperada para a ilha (Diamond 1975). Em contrapartida, em ilhas continentais (que já estiveram ligadas ao continente) recém-formadas, é esperado inicialmente baixa taxa de imigração e alta taxa de extinção, uma vez que ela traz consigo a riqueza encontrada no continente ao invés do número de espécies adequado à sua área (Diamond 1975). Dessa forma, espécies vão sendo gradualmente perdidas em taxas maiores do que as que chegam, até que o equilíbrio seja atingido (Diamond 1975).

Esta diminuição da riqueza em ilhas continentais tem consequência direta sobre as interações ecológicas ali presentes, especialmente a competição interespecífica, que passa a ser menor (Losos 1997, Bolnick 2011). Assim, a redução na pressão competitiva entre as espécies resulta em maior disponibilidade de recursos gerando maior “oportunidade ecológica” (Des Roches *et al.* 2011) e favorecendo as espécies remanescentes, resultando em diversas mudanças ecológicas e evolutivas (Des Roches *et al.* 2011). A “liberação ecológica” (MacArthur *et al.* 1972, Case 1975, Mesquita *et al.* 2007, Costa *et al.* 2008, Bolnick *et al.* 2010) é um termo utilizado para expressar algumas destas mudanças e pode ser identificado por três características (Des Roches *et al.* 2011): 1. Ampliação do nicho realizado (MacArthur & Wilson 1967); 2. Variação morfológica (Bolnick *et al.* 2007); e 3. Compensação de densidade (MacArthur *et al.* 1972).

Quando há redução de competidores e, conseqüentemente, maior oferta de recursos, as populações podem se adaptar para utilizar estes recursos de forma mais eficiente. Esta adaptação pode se dar através do aumento na largura do nicho realizado, seja por todos os indivíduos utilizando maior gama de recursos ou cada indivíduo se especializando em pequenos conjuntos de recursos (ver Bolnick *et al.* 2003). Também pode ser dar através de variação morfológica, já que a maior oferta de recursos reduz a seleção contra os indivíduos com características morfológicas extremas (ver Bolnick *et al.* 2007) e favorece morfologias mais generalistas (Des Roches *et al.* 2011), como por exemplo, cabeças maiores, que permitem a utilização de uma maior gama de recursos e minimizam a competição intraespecífica (Bolnick *et al.* 2007, Costa *et al.* 2008, Des Roches *et al.* 2011). A compensação da densidade é a consequência destes processos, já que ambientes com menos competidores e mais recursos disponíveis podem comportar mais indivíduos, e maior sucesso na utilização de recursos pode levar a maior sucesso reprodutivo (MacArthur *et al.* 1972, Case 1975). Como consequência, indivíduos das espécies remanescentes passam a ocupar nichos disponíveis pela ausência de outros competidores.

Em estudo com três espécies de lagartos do Novo México mostrou que, devido à redução na riqueza e abundância de potenciais competidores e predadores, as espécies apresentaram aumento na abundância de indivíduos e umas delas (*Sceloporus undulatus*) apresentou ampliação de nicho por meio de maior variação na seleção de poleiros (Des Roches *et al.* 2011). Em fragmentos de Cerrado na Amazônia, não foi encontrado compensação de densidade nas populações de lagartos isoladas, contudo, foi detectado ampliação de nicho alimentar para uma das espécies amostradas (*Tropidurus* sp.) (Mesquita *et al.* 2007). Lomolino (1985, 2005) documentou diversas mudanças de tamanho corporal de vertebrados de ilhas, incluindo mamíferos terrestres, morcegos, aves, serpentes e tartarugas. A ocorrência de liberação ecológica pode se dar de várias formas e que depende da espécie e do ecossistema em questão (Losos 1997, Bolnick *et al.* 2010).

Outro fenômeno comum em ilhas continentais recém-criadas é o adensamento de espécies. Com a supressão de uma área natural, grande parte dos indivíduos presentes se deslocam para fragmentos remanescentes próximos, causando adensamento nestas áreas (Schmiegelow *et al.* 1997, Bowman *et al.* 2002, MacReadie

et al. 2010). Este fenômeno ocorre imediatamente após o distúrbio e é temporário, podendo durar até alguns anos após o impacto e, normalmente, é seguido pelo “relaxamento” da comunidade em direção ao equilíbrio nos anos subsequentes (Schmiegelow *et al.* 1997, Debinski & Holt 2000, MacReadie *et al.* 2010). Sendo assim, o adensamento pode ser uma das causas da liberação ecológica, uma vez que o maior número de espécies e indivíduos em áreas menores pode aumentar a competição e levar à extinção de algumas espécies, diminuindo a riqueza e então, liberando recursos. Desta forma, este “efeito de adensamento” pode mascarar os efeitos negativos da perda de hábitat em estudos onde as amostragens são realizadas logo após a fragmentação (MacReadie *et al.* 2010), gerando a impressão de que o aumento da densidade está relacionado a alguma melhoria na qualidade do hábitat.

Atualmente existem poucos estudos sobre adensamento, a maioria com aves (Darveau *et al.* 1995, Schmiegelow *et al.* 1997). Em experimento com peixes e crustáceos na Austrália, a perda de hábitat resultou em aumento de 46% na abundância destes animais nos fragmentos remanescentes, quando comparados com áreas controle (MacReadie *et al.* 2010). Fragmentos de florestas no Canadá apresentaram grande aumento na abundância de aves imediatamente após a fragmentação, seguido de declínio significativo, dois anos depois, sem nenhuma mudança na área ou na configuração do hábitat (Darveau *et al.* 1995, Schmiegelow *et al.* 1997). Esses estudos reforçam que o adensamento tem efeito temporário, ocorrendo flutuação na densidade até o equilíbrio entre número de indivíduos e disponibilidade de recursos (Diamond 1975). Em fragmentos de floresta da Amazônia, o deslocamento dos indivíduos das áreas desmatadas foi apontado com importante fator no aumento da densidade de aves imediatamente após o isolamento da comunidade (Bierregaard & Lovejoy 1989). Neste mesmo estudo, os autores sugerem a relação entre o aumento da densidade de aves e o desaparecimento de uma espécie residente, em decorrência do aumento na competição por recursos.

Além de alterar mudanças na estrutura da comunidade, o adensamento pode afetar também o *fitness* dos indivíduos. O *fitness* está relacionado com a condição corporal e à assimetria flutuante, que são exemplos de características corporais que tem seus níveis basais modificados pela ocorrência de estresse (Sarre 1996, Amo *et al.* 2007). A primeira estima o estado nutricional do organismo (Jakob *et al.* 2006) e é

influenciada por estresses ambientais, principalmente aqueles que alteram a disponibilidade de recursos alimentares (Wikelski & Trillmich 1997). A segunda consiste na diferença entre os lados direito e esquerdo de caracteres que deveriam possuir simetria bilateral (Palmer & Strobeck 2003) e pode ser alterada tanto por estresses ambientais quanto genéticos (Leary & Allendorf 1989). Assim, a qualidade ou condição corporal estima o estado nutricional do organismo e está relacionada à sua condição fisiológica, funcionando como indicador do estado de saúde do indivíduo (Jakob *et al.* 1996; Green 2001). Em casos severos, ela pode cair drasticamente colocando-o em desvantagem competitiva e ameaçando sua sobrevivência e sucesso reprodutivo (Waddington 1956).

No Texas, as fêmeas de *Anolis* da Carolina (*Anolis carolinensis*) apresentaram melhor condição corporal em áreas naturais, quando comparadas com fêmeas de áreas com perturbações antrópicas (Battles *et al.* 2013). A biomassa de artrópodes, recurso alimentar deste lagarto, também foi maior nas áreas naturais (Battles *et al.* 2013), reforçando a relação entre condição corporal e disponibilidade de recursos. Estudos comparando áreas naturais com e sem atividades turísticas em montanhas na Espanha mostraram que lagartos apresentam perda de massa corporal (condição corporal) significativa em áreas turísticas, pelo fato de terem que se movimentar com maior rapidez (Amo *et al.* 2006).

Assim, estudos em ilhas continentais configuram-se como uma importante ferramenta para avaliar os impactos decorrentes da fragmentação de habitats, bem como, na compreensão de aspectos ecológicos das comunidades e populações envolvidas.

Lagartos como objeto de estudo

Diversos autores utilizam lagartos como grupo modelo para estudos ecológicos (Case 1975, Case & Bolger 1991, Foufopoulos & Ives 1999, Losos 2001, 2007, Schoener *et al.* 2005, Buckley & Roughgarden 2006, Buckley & Jetz 2007, Novosolov *et al.* 2013). Além de serem abundantes a baixa mobilidade, baixos requerimentos fisiológicos, especificidade de hábitat e facilidade de amostragem, fazem deles modelos ideais para estudos sobre os efeitos da fragmentação (Silvano *et al.* 2003). Por serem ectotérmicos e extremamente sensíveis às alterações ambientais,

sofrendo diversas mudanças na composição de comunidades sujeitas a alterações, répteis e anfíbios são considerados ótimos indicadores de estresse e qualidade ambiental (Moura-Leite *et al.* 1993, Pianka & Vitt 2003, Brandão & Araujo 2008).

Com cerca de 4.450 espécies e com ampla distribuição geográfica, os lagartos ocorrem em todos os continentes, exceto na Antártica (Vitt & Cadwell 2009). Essa grande distribuição está ligada à sua diversidade de adaptações ecológicas, fisiológicas e comportamentais (Vitt & Cadwell 2009). Cerca de 76 espécies ocorrem no Cerrado, sendo 45% endêmicas (Nogueira *et al.* 2011). Os lagartos estão presentes em grande variedade de microhábitats, apresentam desde espécies fossoriais a espécies arborícolas, e podem exibir tamanhos variados, desde poucos centímetros até espécies que podem ultrapassar dois metros (Vitt *et al.* 2008). São geralmente carnívoros, alimentando-se de insetos ou pequenos mamíferos, mas também há lagartos onívoros ou mesmo herbívoros, como iguanas (Vitt *et al.* 2008).

Serra da Mesa

A Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, situada ao norte do Estado de Goiás, tem representado desde 1996 um laboratório natural para estudos sobre os efeitos da fragmentação nas comunidades. Durante 15 anos, estudos periódicos de monitoramento da herpetofauna local têm sido realizados nas ilhas e na margem do reservatório hidrelétrico, visando testar teorias ecológicas, na tentativa de aprimorar o conhecimento sobre fenômenos ecológicos em comunidades isoladas.

O projeto da usina existe desde 1979, quando se chamava Usina São Felix (Brandão 2002), mas a implantação começou de fato em 1984 (Brandão 2002, Hass 2002). A UHE Serra da Mesa foi uma das últimas grandes obras do Governo Militar, mas ficou esquecida por mais de 10 anos, sendo retomada com grande investimento no início da década de 90 (Hass 2002). Em outubro de 1996 as comportas sobre o rio Tocantins foram fechadas (Figura 1.2), iniciando o enchimento, que duraria cerca de dois anos. O reservatório da UHE se tornou o quarto maior espelho de água do Brasil, com cerca de 178.000 hectares, e o maior lago artificial do Brasil em volume de água (Furnas 2015). As três turbinas que operam na usina geram 1.200 KWh, o que representa o consumo de Brasília. A vida média da Usina também é pequena. Após 90

anos de sua construção, Serra da Mesa não irá mais produzir energia elétrica (Brandão 2002).

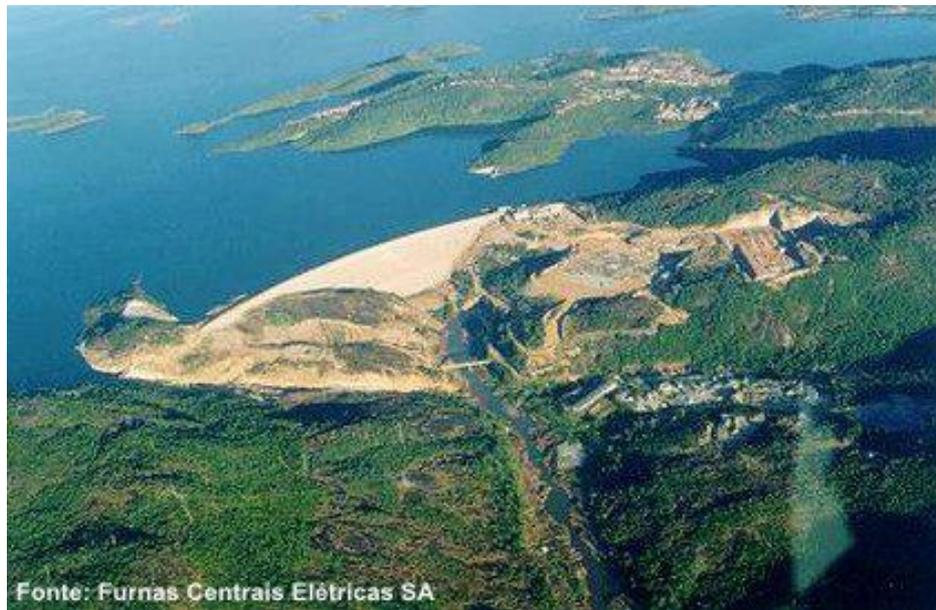


Figura 1.2. Foto aérea da barragem da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa sobre o rio Tocantins, Goiás. Fonte: Furnas Centrais Elétricas

A área sob influência da Usina abrange nove municípios do norte de Goiás: Minaçu, Colinas, Cavalcante, Barro Alto, Niquelândia, São Luiz do Norte, Uruaçu, Campinaçu e Porangatu (Figura 1.3). O represamento do rio Tocantins foi realizado a 40 Km ao sul da cidade de Minaçu, aproximadamente 15 km após a união dos rios Maranhão e Tocantinzinho (Brandão 2002).

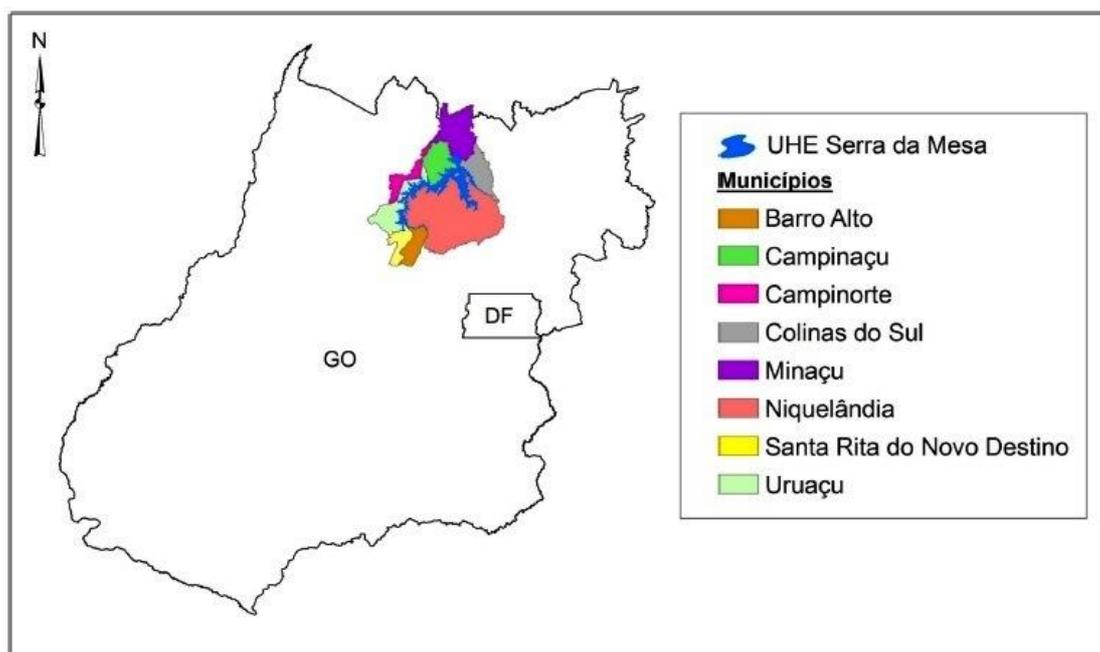


Figura 1.3. Municípios da área de influência direta da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás.

O empreendimento inundou diversas regiões ainda preservadas de Cerrado – dos 1.784 km², 91% era vegetação nativa (IESA 1990 *apud* Embrapa 2000). Devido ao relevo bastante acidentado, a paisagem contínua foi separada em cerca de 280 fragmentos (ilhas) de diversos tamanhos, a maioria (>70%) com menos de três hectares (Brandão 2002, Hass 2002) (Figura 1.4). Assim como o relevo, a vegetação da região também era bastante heterogênea. Às margens do Tocantins e afluentes, existia Mata de galeria e Mata ciliar. As encostas de morros e serras eram cobertas por Cerradão ou por Florestas semidecídua, com árvores de até 35 m de altura. Algumas Veredas estavam presentes na cabeceira de riachos e córregos. Em alguns locais, as matas ribeirinhas dos afluentes eram sazonalmente alagáveis. No topo dos morros existia Cerrado *lato sensu*, com solo raso, geralmente litólico, e muitos afloramentos de quartzito. Com o enchimento do reservatório, as áreas de vegetação florestal e as veredas foram alagadas, restando apenas as fitofisionomias abertas do topo dos morros. Isso reduziu grandemente a oferta de habitats nas ilhas (Brandão 2002).



Figura 1.4. A. Parte do Reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. B. Ilha formada pelo enchimento do reservatório da UHE.

Desde antes do enchimento do reservatório diversos estudos foram realizados na região, principalmente de monitoramento da herpetofauna (Brandão 2002, Brandão & Araújo 2008, Santoro 2012, Lins 2013). No prazo de cinco anos, durante o enchimento do reservatório, houve diminuição na riqueza de lagartos, com a extinção de uma espécie (*Ameiva ameiva*) e aumento na abundância dos indivíduos nos remanescentes (ilhas), consequência do adensamento de indivíduos fugindo do alagamento (Brandão, 2002). Dez anos depois do completo enchimento do reservatório ocorreu a extinção de três espécies nas ilhas (*Norops meridionalis*, *Norops brasiliensis* e *Tropidurus montanus*), e outras duas (*Colobosaura ocellata* e *Colobosaura modesta*) parecem ter sido extintas da região do lago (Santoro 2012). Após dez anos, foi observada redução na abundância de indivíduos nas ilhas e margem do reservatório (Santoro 2012), indicando que poderia estar havendo ajuste espécie-área e abundância-recurso após o adensamento.

Foram observadas também alterações na condição corporal e assimetria flutuante de algumas espécies. Em 2001, *Gymnodactylus amarali* apresentou menor condição corporal, tanto nas ilhas quanto na margem, quando comparados com os indivíduos de 1996 e 2011, que apresentaram condições corporais semelhantes (Lins, 2013). A condição corporal em *Micrablepharus maximiliani* e *Ameivula ocellifera*, também seguiu este padrão temporal (Lins 2013). A assimetria flutuante mostrou maiores índices para *G. amarali* e *A. ocellifera* nas ilhas em 2011 do que em 2001 (Lins 2013).

No presente estudo, faço a descrição da comunidade de lagartos na área do reservatório da usina Hidrelétrica de Serra da Mesa nos anos de 1996, 2001 e 2011. O objetivo, além de fornecer material que ajude a complementar os dados da lacertofauna no Cerrado, é também avaliar as mudanças na composição das espécies ao longo dos anos, em decorrência da perda de habitat gerada pela construção do reservatório da Usina Hidroelétrica Serra da Mesa (Capítulo 2). Também avaliei processos ecológicos temporais e espaciais decorrentes do isolamento das comunidades desde a implementação da Usina Hidrelétrica. De modo geral, estudos de monitoramento levam em consideração apenas questões quantitativas, como a riqueza e a abundância das espécies presentes na comunidade (Brandão 2002, Santos 2003) e não fazem a avaliação de dados qualitativos em níveis populacionais ou individuais. Sendo assim, em perspectiva espacial, testei adaptações morfológicas e de dieta em *Gymnodactylus amarali*, 15 anos após o isolamento (Capítulo 3). Para isso, utilizei pressupostos da Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson 1967), bem como a teoria de “liberação ecológica”, e avaliei variações nos nichos alimentares e na morfologia entre populações de lagartos de ilhas e áreas de margem do reservatório, através dos dados coletados na amostragem de 2011. Em perspectiva temporal, avaliei a relação entre a densidade e a condição corporal de *G. amarali*, bem como a disponibilidade de recursos nas ilhas nos anos de 1996, 2001 e 2011 (Capítulo 4). Assim pude verificar se existe relação entre o adensamento da espécie nas áreas isoladas e estes dois fatores.

1.2. METODOLOGIA GERAL

Área de Estudo

Os estudos foram conduzidos no Setor 1 do reservatório da UHE de Serra da Mesa, localizado na Bacia do alto Tocantins, ao norte do Estado de Goiás, no município de Minaçu, Goiás (13°50'S, 48°20'O) (Figuras 1.5 e 1.6). Os dados de antes o enchimento (entre 1996 e 1999) e três anos após esse período (2001) foram coletados por Brandão (2002), que em 1996 iniciou suas amostragens em seis áreas (I1, I23, I34, I35, M41 e M42 – Figura 1.6) que se transformariam em ilhas e margens após a formação do reservatório. Em 2001 Brandão (2002) amostrou dez áreas, sendo cinco ilhas (I34, I35, I37, I38, Ilhota – Figura 1.6) e cinco margens (M1, M2, M5, M41 e M42 – Figura 1.6). Em 2011 a amostragem foi novamente realizada em cinco ilhas e cinco margens. Embora a intenção tenha sido realizar amostragens nos mesmos locais de 2001, como aumento no nível do reservatório nos 10 anos entre as amostragens, uma das ilhas (Ilhota, Figura 1.6) e alguns locais da margem (M41 e M42, Figura 1.6) foram inundados ou tornaram-se ilhas. Nesses casos, escolhi locais semelhantes aos amostrados em 2001 (IX, M3 e M4, Figura 1.6), especialmente quanto ao solo e vegetação.



Figura 1.5. Imagem aérea do setor 1 do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra Mesa, Goiás. O local onde estão as ilhas e margens amostradas em todos os anos está circulado em amarelo. Obs: na foto as ilhas ainda estão em fase de formação. Fonte: Serra da Mesa Blogspot.

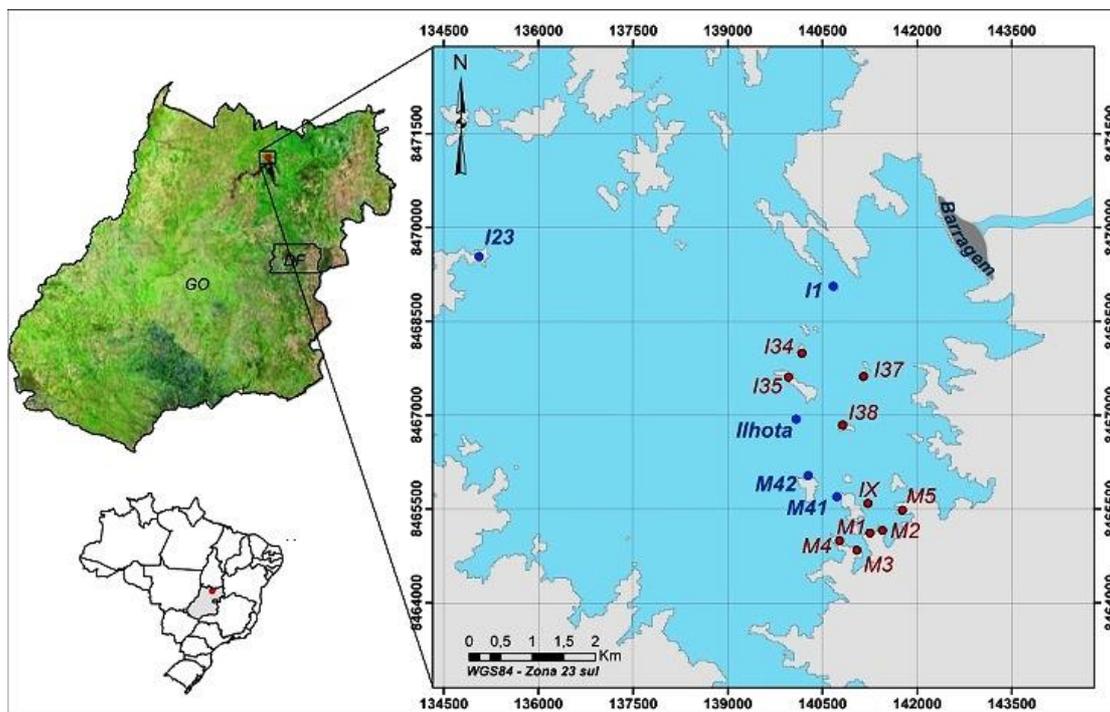


Figura 1.6. Ilhas (I) e áreas de margem (M) amostradas do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Áreas amostradas em 1996: I1, I23, I34, I35, M41 e M42. Em 2001: I34, I35, I37, I38, Ilhota, M1, M2, M5, M41 e M42 (Brandão 2002). Em 2011, todas as áreas em vermelho: I34, I35, I37, I38, IX, M1, M2, M3, M4 e M5. Áreas amostradas em 1996 e 2001, mas não amostradas em 2011, estão em azul. As áreas I34, I35, I37, I38, M1, M2 e M5 foram amostrados em todos os anos.

As ilhas amostradas possuem áreas que variam entre 0,25 e 15 hectares. Todos os locais (ilhas e margens) amostrados são áreas de Cerrado sentido restrito (Santoro, 2012). A maior parte das ilhas foi formada nos primeiros três meses de enchimento do reservatório, já desconectando as populações. Algumas desapareceram ao longo do tempo (Ilhota) e a IX (Figura 1.6) permaneceu conectada ao continente por períodos mais longos, separando-se apenas quando o reservatório atingia o volume máximo; contudo, mesmo quando conectada ao continente, esta ilha se manteve isolada das demais desde o início da inundação (Brandão 2002).

Coleta de dados

A primeira amostragem foi realizada entre Maio e Junho de 1996 por Brandão (2002). Foram montadas 110 parcelas de 9 x 8 metros (72 m²), demarcadas aleatoriamente em seis topos de morro (I1, I23, I34, I35, M41 e M42; Figura 1.7). Foram amostradas de 10 a 35 parcelas por localidade. As parcelas eram marcadas usando trena e todos os lagartos dentro da parcela eram cuidadosamente contados por busca ativa. Potenciais abrigos de lagartos, como pedras, fendas, troncos caídos, buracos em árvores, buracos de animais e serrapilheira foram revistados. Para amostrar os cupinzeiros, os mesmos foram desmontados com o uso de uma picareta após remover a vegetação ao redor. Embora este método de contagem possa subestimar lagartos ativos e de grande porte (como Teiidae, Scincidae e Tropicuridae), é eficiente para pequenos lagartos sedentários, como *Gymnodactylus amarali* (Brandão 2002).

Em 2001, cinco anos depois do início do enchimento do reservatório, foram escolhidas cinco ilhas (I34, I35, I37, I38 e ilhota; Figura 1.6), duas das quais já haviam sido amostradas em 1996, e cinco áreas locais na margem do reservatório (M41, M42, M1, M2 e M5; Figura 1.6), com duas também já amostradas em 1996. As áreas amostradas em 2011 foram as mesmas de 2001, exceto pela ilhota e as áreas de margem M41 e M42, substituídas por IX, M3 e M4, respectivamente (Figura 1.6). Para as amostragens em 2001 e 2011 foi adaptada a metodologia de contagem em parcelas, adotando metodologia específica para lagartos em habitats de Cerrado. Esta metodologia foi proposta e desenvolvida por Brandão (2002) e foi denominada “amostragem exaustiva em quadrados”. O método consiste em coletas realizadas dentro de parcelas de 2.500 m² delimitadas nas ilhas e margens do reservatório, sendo uma parcela em cada local (Figura 1.7). Para o desenvolvimento da metodologia e coleta dos lagartos, um quadrado de 50 x 50 m, delimitado com trenas, foi demarcado em cada área. A área é cercada com lona plástica, com 40 cm de altura e 10 cm enterrados no solo, sendo a lona plástica presa a estacas fixadas no solo. Com isso, é montada barreira para impedir a fuga de lagartos da parcela (Figura 1.7A). Na sequência é confeccionado aceiro de 3 m de largura em todo perímetro interno da parcela.

Após a montagem da barreira física e do aceiro, foi ateadado fogo com a intenção de remover a vegetação, para facilitar a visualização e captura dos lagartos, aumentando a eficiência da amostragem. A construção do aceiro permitiu a utilização do fogo como método de remoção da vegetação, sem o risco de que o fogo se alastre para o restante da área, ou mesmo que danifique a barreira construída com a lona plástica (Figura 1.7B). Além disso, foram tomadas todas as precauções em relação à utilização do fogo, como evitar queimadas em dias e horários quentes e na presença de muito vento. A queima da área foi feita de uma só vez, sempre contra o vento e, nas áreas com declive, sempre da parte mais alta para a mais baixa, para diminuir a velocidade da frente de fogo. Todos os pesquisadores e ajudantes são dispostos em volta da parcela com abafadores, visando conter qualquer foco de queima fora da área delimitada.

1.7A

1.7B



Figura 1.7. Amostragem exaustiva em quadrados. 1.7A. Montagem das parcelas; 1.7B. Parcela após a remoção da vegetação pelo fogo.

Após a completa queima da área, a parcela é vistoriada exaustivamente em busca de lagartos. A vistoria é feita por todos integrantes da equipe, em deslocamentos coordenados, com os integrantes dispostos lado a lado, numa distância de aproximadamente 1,5 m entre eles. Após duas horas de vistoria sem encontrar nenhum animal, assume-se que todos os indivíduos da área foram capturados e a parcela é desinstalada.

Os lagartos foram coletados manualmente, identificados, medidos e pesados em campo (Figura 1.8). Todos os lagartos foram mortos por injeção de lidocaína no celoma (licença no 34970-1 SISBIO – Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade), etiquetados e fixados com formol 10%. Em laboratório retirei os estômagos para análise da dieta. Após a triagem dos dados, todos os animais coletados foram tombados na Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB), Departamento de Zoologia.



Figura 1.8. Laboratório de campo para triagem e coleta de lagartos.

Espécie Alvo

No presente estudo a espécie foco é *Gymnodactylus amarali* (Figura 1.9), por ser a mais abundante na área. É um lagarto da família Gekkonidae, endêmico do Cerrado (Silva & Bates 2002), com hábitos crepusculares/noturnos (Vanzolini 2005, Colli *et al.* 2003, Vitt *et al.* 2007). É característico de Cerrado Rupestre, mas é frequentemente encontrado em cupinzeiros, uma vez que os cupins compreendem a maior parte da sua dieta (Vitt *et al.* 2005). É considerado especialista em microhabitats e dieta (cupins), e sua presença no Cerrado é determinada pela disponibilidade destes recursos no ambiente (Colli *et al.* 2003, Vitt *et al.* 2007, Werneck *et al.* 2009). Assim, *G. amarali* tem poucos competidores e aparenta ser menos vulnerável à predação quando comparado a outros lagartos (Werneck *et al.* 2009). Eles medem de 20 a 55 mm, sua temperatura corporal é mais baixa que a

temperatura do ar (Vitt *et al.* 2007) e os abrigos ajudam-no a controlar sua temperatura. Reproduzem-se na estação seca, talvez pela maior oferta de cupins neste período (Colli *et al.* 2003).



Figura 1.9. Macho adulto de *Gymnodactylus amarali* (Gekkonidae), amostrado na área do reservatório da Usina Hidroelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Foto: Guilherme Santoro.

2. COMUNIDADE DE LAGARTOS EM ÁREAS DE CERRADO 15 ANOS APÓS A FORMAÇÃO DO RESERVATÓRIO DA UHE DE SERRA DA MESA, GOIÁS

2.1 INTRODUÇÃO

Apesar de ser reconhecido como um dos 34 *hotspots* mundiais de diversidade (Myers 2003, Mittermeier *et al.* 2005), o Cerrado ainda é pouco estudado em relação à sua diversidade biológica e processos ecológicos (Nogueira 2001, Colli *et al.* 2002). Até pouco tempo atrás, a fauna de lagartos do Cerrado era considerada como composta essencialmente por espécies generalistas e de ampla distribuição geográfica em formações abertas, e com poucas espécies, quando comparadas com outras regiões (Vitt 1991, Nogueira *et al.* 2010, Nogueira *et al.* 2011b). Recentemente, a realização de inventários mais precisos e a constante descoberta de novas espécies (p.ex. Ferrarezzi *et al.* 2005, Nogueira & Rodrigues 2006), demonstraram que o bioma abriga fauna de répteis rica, complexa e característica, altamente influenciada pelo mosaico de fitofisionomias e diferenças históricas acumuladas entre as linhagens presentes (Colli *et al.* 2002, 2003b, Vitt *et al.* 2003) e que os números de espécies e de endemismos ainda são amplamente subestimados (Colli *et al.* 2002).

São conhecidas até o momento 76 espécies de lagartos no Cerrado, sendo 32 endêmicas (42%) (Nogueira *et al.* 2011a). As taxas de endemismo variam entre as famílias: 0% em Iguanidae, 47% em Tropiduridae, 57% em Gymnophthalmidae, 67% em Phyllodactylidae e 100% em Hoplocercidae (Nogueira *et al.* 2011a). Tais valores superam as taxas observadas em aves (30 espécies ou 1,4% da riqueza regional) e mamíferos (18 espécie ou 9,3% da riqueza regional), os grupos taxonômicos mais estudados da fauna do Cerrado (Nogueira *et al.* 2010). Ambientes abertos no Cerrado (formações campestres e savânicas) apresentam maior riqueza e endemismos da herpetofauna quando comparado com ambientes florestais (Nogueira 2006, Recoder & Nogueira 2007) e habitats florestais abrigam maior proporção de espécies não-endêmicas (Nogueira *et al.* 2011a). Assim, embora ainda pouco estudados, os lagartos são excelentes representantes das singularidades faunísticas do Cerrado (Nogueira *et al.* 2010).

Em paralelo à essa diversidade, vastas porções de habitats nativos que vem

sendo irreversivelmente destruídos por atividades antrópicas como plantio, pastagens e grandes empreendimentos de infra-estrutura, como hidrelétricas. Muitas espécies de lagartos, incluindo algumas até recentemente desconhecidas pela ciência, ocorrem em regiões sob intensa pressão de destruição de hábitat (Colli *et al.* 2003a). Diversas espécies podem ser extintas antes mesmo de serem descobertas (Klink & Machado 2005, Nogueira *et al.* 2010). Assim, inventários e estudos básicos sobre a fauna são fontes de dados relevantes, servindo como base para interpretações de padrões gerais de diversidade biológica, e tarefa urgente e prioritária diante deste cenário de intensa ameaça antrópica no Cerrado (Brooks *et al.* 2004, Nogueira *et al.* 2010). Tal aporte de dados gera informações fundamentais para traduzir rapidamente o grau de prioridade global conferido ao Cerrado em ações locais e representativas de proteção e manejo (Klink & Machado 2005, Machado *et al.* 2008). Os altos níveis de endemismo da herpetofauna deixam claro que é preciso agir rápido para evitar a extinção de importante parcela da biodiversidade brasileira (Nogueira *et al.* 2010) e do Cerrado.

Apresento aqui a lista de espécies de lagartos amostrados na área do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, produzidas em inventários conduzidos entre 1996 a 1999, 2001 e 2011. O objetivo é apresentar quais espécies estavam presentes na região antes da criação do reservatório, que espécies continuaram na área durante o enchimento e como este impacto afetou esta composição. Para isso, usei os dados apresentados por Brandão (2002) e Santoro (2012). As áreas de estudo, os períodos de amostragem e os métodos de coleta são os já descritos na “Metodologia geral” do capítulo 1.

2.2 RESULTADOS

Em 1996, antes do enchimento do reservatório, a fauna de lagartos na região do incluía 19 espécies distribuídas em dez famílias: Teiidae (4 espécies), Gymnophthalmidae (3), Tropiduridae (3), Hoplocercidae (1), Iguanidae (1), Dactyloidae (2), Polychrotidae (1), Scincidae (2) e Gekkonidae (1) (Tabela 2.1, Figura 2.1) (Brandão 2002). Destas, 42% são endêmicas do Cerrado (*Tupinambis quadrilineatus*, *Colobosaura modesta*, *Tropidurus* cf. *montanus*, *Tropidurus oreadicus*, *Hoplocercus spinosus*, *Norops meridionalis*, *Coleodactylus brachystoma*, *Gymnodactylus amarali*) (Nogueira *et al.* 2010) (Tabela 2.1, Figura 2.1).

Das 19 espécies, seis (32%) foram encontradas apenas nos vales, que seriam inundados (*Tupinambis quadrilineatus*, *Colobosaura modesta*, *Tropidurus torquatus*, *Hoplocercus spinosus*, *Polychrus acutirostris* e *Notomabuya frenata*) e duas (10%) estavam restritas aos topos de morro que se tornariam ilhas e margem após o enchimento do reservatório (*Tropidurus cf. montanus*, *Norops brasiliensis*). As demais espécies (58%) estavam presentes nos dois ambientes (Tabela 2.1).

Em 2001, cinco anos após o início do enchimento e formação das ilhas *Ameiva ameiva*, *Salvator merianae*, *Tropidurus torquatus*, *Hoplocercus spinosus* e *Iguana iguana* não foram encontrados em nenhuma das áreas de ilhas e margem amostradas (Tabela 2.1). *Tupinambis quadrilineatus* e *Tropidurus cf. montanus* foram encontrados apenas nas ilhas do reservatório e, *Norops brasiliensis* e *Polychrus acutirostris* apenas nas áreas de margem.

Em 2011, 15 anos após o início do alagamento, a única espécie presente nas áreas amostradas que não foi encontrada na amostragem anterior (2001) foi *Salvator merianae*, representado por apenas um indivíduo em área de margem. *Tupinambis quadrilineatus*, *Cercosaura ocellata* e *Colobosaura modesta* não foram amostrados nas ilhas ou nas áreas de margem. Neste ano, a única espécie encontrada apenas nas áreas de margem foi *Tropidurus cf. montanus*. Um indivíduo de *Polychrus acutirostris* foi encontrado em apenas uma ilha, que permaneceu mais tempo ligada ao continente (IX, Figura 1.7).

Tabela 2.1. Espécies de lagartos amostradas nas áreas do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás, nos anos de 1996, 2001 e 2011. Dados de Pavan (2007) foram incluídos para comparação. (nr = não registrado em nenhuma localidade; CL-VE = Campo Limpo e Vereda; CE-CD = Cerrado e Cerrado Denso; MG = Mata de Galeria). (*) Espécies endêmicas

Família/Espécie	1996		2001	2001		2011		Hábitat
	Vales	Topos de morro	Pavan (2007)	Margem	Ilhas	Margem	Ilhas	
DACTYLOIDAE								
<i>Norops meridionalis</i> *		X		X	X	X		CL-VE/CE-CD
<i>Norops brasiliensis</i>	X	X	X	X		X		MG/CE-CD
GEKKONIDAE								
<i>Gymnodactylus amarali</i> *	X	X	Nr	X	X	X	X	CE-CD
GYMNOPHTALMIDAE								
<i>Cercosaura ocellata</i>	X	X	X	X	X			MG/CL-VE/CE-CD
<i>Colobosaura modesta</i> *	X		X	X	X			MG
<i>Micrablepharus maximiliani</i>	X	X	X	X	X	X	X	CL-VE/CE-CD
HOPLOCERCIDAE								
<i>Hoplocercus spinosus</i> *	X		Nr					MG/CE-CD
IGUANIDAE								
<i>Iguana iguana</i>	X	X	X					MG/CL-VE/CE-CD
POLYCHROTIDAE								
<i>Polychrus acutirostris</i>	X		Nr	X			X	CL-VE/CE-CD

SCINCIDAE								
<i>Copeoglossum</i>								
<i>nigropunctatum</i>	X	X	Nr	X	X	X	X	MG/CL-VE/CE-CD
<i>Notomabuya frenata</i>	X		X	X	X	X	X	CL-VE/CE-CD
SPHAERODACTYLIDAE								
<i>Coleodactylus brachystoma</i> *	X	X	Nr	X	X	X	X	MG/CE-CD
TEIIDAE								
<i>Ameiva ameiva</i>	X	X	X					MG/CL-VE/CE-CD
<i>Ameivula ocellifera</i>	X	X	Nr	X	X	X	X	CE-CD
<i>Salvator merianae</i>	X	X	X			X		MG/CL-VE/CE-CD
<i>Tupinambis quadrilineatus</i> *	X		Nr		X			MG/CL-VE/CE-CD
TROPIDURIDAE								
<i>Tropidurus cf. montanus</i> *		X	Nr		X	X		CE-CD
<i>Tropidurus oreadicus</i> *	X	X	X	X	X	X	X	CL-VE/CE-CD
<i>Tropidurus torquatus</i>	X		nr					MG

Figura 2.1. Fauna de lagartos amostrada nas áreas do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Fotos: (1) Laurie J. Vitt; (2), (3), (5), (6), (8), (9), (10), (13), (14) e (18) Guilherme Santoro; (4) e (11) Carlos Cândido; (7) desconhecido; (12) Cristiano Nogueira; (15) David G. Barkasy; (16) Ivan Sazima; (17) Daniel Passos; e, (16) desconhecido



1. *Norops meridionalis*



2. *Norops brasiliensis*



3. *Gymnodactylus amarali*



4. *Cercosaura ocellata*



5. *Colobosaura modesta*



6. *Micrablepharus maximiliani*



7. *Hoplocercus spinosus*



8. *Iguana iguana*



9. *Polychrus acutirostris*



10. *Copeoglossum nigropunctatum*



11. *Notomabuya frenata*



12. *Coleodactylus brachystoma*



13. *Ameiva ameiva*



14. *Ameivula ocellifera*



15. *Salvator merianae*



16. *Tupinambis quadrilineatus*



17. *Tropidurus cf. Montanus*



18. *Tropidurus oreadicus*



19. *Tropidurus torquatus*

2.3 DISCUSSÃO

Das 19 espécies registradas em Serra da Mesa em 1996 (Brandão 2002), nove (47%) foram registradas usando margens por Pavan (2007) em 2001. Quando comparei este estudo com os dados coletados no mesmo ano, 2001, por Brandão (2002) nas ilhas e margens do reservatório, verifiquei que *Iguana iguana*, *Ameiva ameiva* e *Salvator merianae* foram as únicas espécies registradas por Pavan (2007) em Serra da Mesa que não estavam presentes nas ilhas ou nas margens do reservatório (Brandão 2002). Em contrapartida, *Polychrus acutirostris*, *Norops meridionalis*, *Coleodactylus brachystoma* e *Tupinambis quadrilineatus* foram registrados nas ilhas ou margens em 2001 (Brandão 2002), mas não foram encontrados por Pavan (2007). *Gymnodactylus amarali*, *Copeoglossum nigropunctatum*, *Ameivula ocelliferae* *Tropidurus* cf. *montanus*, também presentes no reservatório em 2001 (Brandão 2002), não foram registrados em nenhuma localidade da bacia do rio Tocantins (Pavan 2007) (Tabela 2.1).

Quando comparado com outros 11 estudos de levantamento da herpetofauna em várias regiões do Cerrado, Serra da Mesa ocupava em 1996 a sétima posição entre as áreas com maiores riquezas e segundo lugar quanto à proporção de espécies endêmicas (Tabela 2.2).

Tabela 2.2. Lacertofauna em 11 localidades do Cerrado. S = riqueza de espécies; F = número de famílias; n = número de espécies; PN = Parque Nacional; EE = Estação Ecológica e APA = Área de Proteção Ambiental.

Localidade	S	F	Endemismos %(n)	Referência
PN das Emas, GO	27	9	44%(12)	Valdujo <i>et al.</i> 2009
PN Grande Sertão Veredas, MG	25	7	40%(10)	Nogueira & Recorder, 2007
EE Serra Geral do Tocantins, Jalapão, TO	21	10	38%(8)	Recorder <i>et al.</i> 2011
Jardim Botânico de Brasília, DF	21	7	29%(6)	Péres-Júnior <i>et al.</i> 2007
Reserva do IBGE, DF	20	8	40%(8)	Colli <i>et al.</i> 2011
UHE Luís Eduardo Magalhães, TO	20	8	30%(6)	Brandão & Peres Jr. 2001
UHE de Serra da Mesa, GO	19	10	42%(10)	Presente Estudo, 1996

Uruçuí-Una, PI	19	10	37%(7)	Dal Vechio <i>et al.</i> 2013
APA de Cafuringa, DF	19	7	26%(5)	SEMARH, 2006
EE Águas Emendadas, DF	17	7	29%(5)	Brandão & Araújo, 1998
Serra da Bodoquena, MS	15	7	27%(4)	Uetanabaro <i>et al.</i> 2007
Lago Paranoá, DF	13	7	23%(3)	Zerbini & Brandão, 2011

A riqueza de lagartos encontrada nas áreas de Serra da Mesa antes do enchimento do reservatório corresponde a 25% da riqueza estimada de lagartos do Cerrado (Nogueira *et al.* 2011a). Em 2001 este número caiu para 18% com o desaparecimento de cinco espécies (*Hoplocercus spinosus*, *Iguana iguana*, *Ameiva ameiva*, *Salvator merianae* e *Tropidurus torquatus*) e para 16% em 2011, com o reaparecimento de uma espécie (*Salvator merianae*) e desaparecimento de outras três nas áreas amostradas (*Cercosaura ocellata*, *Colobosaura modesta*, *Tupinambis quadrilineatus*).

Tupinambis quadrilineatus, *Colobosaura modesta*, *Tropidurus torquatus*, *Hoplocercus spinosus*, *Polychrus acutirostris* e *Notomabuya frenata* foram espécies encontradas apenas nos vales antes do enchimento. Há evidências de que as espécies que viviam nos habitats alagados não tiveram sucesso na colonização de ilhas (Brandão 2002) por limitações metabólicas ou baixo sucesso de colonização de lagartos relocados (Massot *et al.* 1994). Isto poderia explicar o desaparecimento de *H. spinosus* e *T. torquatus* logo nos primeiros anos após o enchimento, de *C. modesta* e *T. quadrilineatus* 15 anos depois e a baixa representatividade de *P. acutirostris*, com apenas dois indivíduos coletados nas margens em 2001 (Brandão 2002) e um indivíduo nas ilhas em 2011, e de *N. frenata* que apresentou grande redução na amostragem de 2011, com apenas dois indivíduos coletados nas ilhas e dois nas margens. Contudo, algumas espécies, como *H. spinosus*, *Tupinambis* spp. e *Iguana iguana* são de difícil captura. A primeira por se utilizar principalmente de galerias no solo onde passa grande parte do tempo (Pavan 2007, Nogueira *et al.* 2010) e as demais por serem de grande porte e possuírem alta mobilidade, podendo fugir rapidamente ao menor sinal de movimentação, escapar de baldes e pular ou rasgar cercas de lona plástica. Assim, é preciso cautela ao associar sua ausência dos registros a processos de extinção local.

A predação pode ter sido outro fator na seleção das espécies após o enchimento,

inclusive um dos fatores responsáveis pelo desaparecimento de *Ameiva ameiva*. Foi observado aumento no número de aves predadoras e eventos de predação de lagartos (Brandão 2002) durante e logo após a formação das ilhas. Presas diurnas e evidentes como *A. ameiva* e *Tropidurus* spp. estavam mais susceptíveis à captura por predadores visualmente orientados, enquanto espécies de menor porte, de hábitos crípticos e/ou de atividade crepuscular como *Gymnodactylus amarali*, *Copeoglossum nigropunctatum*, *Norops meridionalis*, *Coleodactylus brachystoma* e *Micrablepharus maximilini* podem ter sido favorecidas. A perda de hábitat e redução geral de recursos espaciais e alimentares disponíveis também favorece espécies de menor porte, com menores necessidades diárias de energia (biomassa bruta de alimento) (Brandão 2002).

A diversidade de lagartos em Serra da Mesa em 1996 (antes do alagamento) era bastante significativa, especialmente quando considerei a elevada participação de espécies endêmicas (Tabela 2.2). Após 15 anos de insularização, observei expressiva diminuição da diversidade, quando sete espécies (37% da fauna original) foi perdida. Em 2011 ainda foram registradas 12 espécies na área de estudo, sendo 41% endêmicas. O desaparecimento de algumas espécies pode estar associado à redução na oferta de hábitat, na área, bem como no aumento dos predadores e na intensidade competitiva (Diamond 1975, Branch *et al.* 2003, Tabarelli *et al.* 2004, Fischer & Lindenmayer 2007, Prugha *et al.* 2008).

Durante a inundação não observei colonização das ilhas por espécies deslocadas das porções perdidas (vales), sugerindo que espécies de áreas florestais não colonizam eficientemente áreas abertas de Cerrado, reforçando a importância da heterogeneidade do Cerrado na conservação da fauna de lagartos. A importância da heterogeneidade horizontal do Cerrado na distribuição de diferentes fitofisionomias já havia sido sugerida por diferentes autores (Nogueira *et al.* 2005, Nogueira *et al.* 2011). Todas as espécies que permaneceram nas ilhas já estavam presentes no local antes do enchimento. Também não observei a colonização das ilhas pela espécie exótica invasora *Hemidactylus mabouia*, encontrada no levantamento faunístico de diversos estudos em áreas do Cerrado, e também registrada na região usando moradias humanas. Por outro lado, alguns lagartos de grande porte (*Salvator*, *Iguana* e *Tupinambis*) são nadadores eficientes e podem, ocasionalmente, recolonizar algumas das ilhas.

2.4 CONCLUSÃO

Antes do enchimento do reservatório da UHE Serra da Mesa, a região apresentava uma riqueza de lagartos e grau de endemismo considerável, quando comparada com diversas outras regiões de Cerrado. Após o enchimento, espécies desapareceram demonstrando um impacto direto sobre a biodiversidade local.

3. MUDANÇAS ADAPTATIVAS NA DIETA E MORFOLOGIA DE LAGARTOS EM ILHAS RECENTEMENTE FORMADAS

RESUMO

Observei diferenças na morfologia e na dieta do lagarto endêmico do Cerrado e especialista em cupins *Gymnodactylus amarali*, comparando cinco ilhas e cinco áreas de margem em reservatório artificial no Brasil Central. Populações insulares apresentaram maior largura de nicho alimentar que as populações do continente devido à inclusão de presas de tamanho maior na sua dieta. Todas as populações das ilhas têm cabeças proporcionalmente maiores que as populações da margem, e esta característica foi desenvolvida de forma independente em cada ilha, através de regimes seletivos. A ilha mais próxima ao continente (e menos isolada) apresentou lagartos com o comprimento da cabeça mais semelhante aos das áreas de margens. Não houve diferença no comprimento da cabeça entre os sexos. Sugiro que a cabeça relativamente maior e o consumo de presas maiores, acompanhado do aumento da amplitude de nicho alimentar, são características favorecidas em ilhas devido à redução no número de espécies competidoras. Os resultados fornecem evidências de que populações isoladas podem se adaptar paralelamente e rapidamente a novas circunstâncias ecológicas.

Palavras-chave: ilhas continentais; lagartos; insularização; mudanças adaptativas; convergência; morfologia; dieta; Gymnodactylus amarali; Cerrado; ecologia de populações.

ABSTRACT

I observed differences in morphology and diet for the Cerrado endemic gecko *Gymnodactylus amarali*, a termite specialist, between five islands versus five mainland sites at an artificial reservoir in Central Brazil. Island populations showed higher mean prey-size niche breadth than mainland populations, due to the inclusion of more large prey. All five island populations have larger heads for a given body size than all five mainland populations, and these populations developed larger heads in parallel across independent selective regimes on each island; the island closest to the mainland, thereby least isolated, has the head length most similar to the mainland. We found no differences between the sexes in head. I suggest that a relatively larger head and shift toward larger prey sizes with the accompanying increase in dietary niche breadth are characteristics favored on islands due to a reduction in the number of competing species found there. The results provide strong evidence that suddenly isolated populations can adapt rapidly and in parallel to new ecological circumstances.

Key words: land-bridge islands; lizards; insularization; adaptive changes; convergence; morphology; diet; Gymnodactylus amarali; Cerrado; population ecology.

3.1 INTRODUÇÃO

Espécies em ilhas frequentemente apresentam diferenças morfológicas quando comparadas aos seus coespecíficos no continente (Lomolino 1985, 2005, Losos *et al.* 1994, Meire 2007, Raia *et al.* 2010, Sagonas *et al.* 2014). Estudos sobre adaptações morfológicas em espécies insulares ao redor do mundo, Lomolino (1985, 2005) documentou alterações nas medidas corporais de vertebrados, incluindo mamíferos terrestres, morcegos, aves, serpentes e tartarugas. Espécies de lagartos também apresentaram mudanças na morfologia quando isolados em ilhas (Losos *et al.* 1994, Meire 2007, Raia *et al.* 2010, Sagonas *et al.* 2014). Estas alterações morfológicas podem ser uma resposta às mudanças na disponibilidade de recursos, particularmente de diferentes tipos de alimento, por exemplo. Populações podem exibir morfologia mais generalista quando há ampla gama de alimentos disponíveis, permitindo a exploração destes recursos de forma mais eficiente (Des Roches *et al.* 2011). Existe relação positiva entre o tamanho da presa consumida e o tamanho do predador, sendo que predadores maiores podem consumir maior amplitude de tamanhos de presa que predadores pequenos (Schoener 1969, Pianka & Pianka 1976, Cohen *et al.* 1993).

Comunidades insulares são caracterizadas por exibirem equilíbrio dinâmico entre imigração e extinção, processo que é influenciado pelo grau de isolamento da ilha e a área (MacArthur & Wilson 1967, Schoener 2009). Em particular, ilhas continentais recém-formadas, nas quais, inicialmente, estariam as mesmas espécies do continente, o modelo prediz que o isolamento e a redução da área levariam à perda de espécies. Assim, a guilda de espécies competidoras perderia alguns membros, permitindo com que as espécies remanescentes ampliassem seu nicho – fenômeno denominado “liberação ecológica” (MacArthur & Wilson 1967, Mesquita *et al.* 2007).

Um excelente exemplo de formação de ilhas continentais são os reservatórios artificiais das Usinas Hidrelétricas (UHE), como é o caso da UHE de Serra da Mesa. Com o enchimento do reservatório, iniciado em 1996, uma grande área, composta por diversos vales, foi inundada, formando aproximadamente 290 ilhas (Brandão 2002). Desde a implementação da UHE, a área tem sido utilizada como laboratório para estudos sobre os efeitos da fragmentação em comunidades de fauna, principalmente herpetofauna (Brandão 2002, Hass 2002, Brandão & Araújo 2008, Santoro 2012, Lins 2013). Os monitoramentos periódicos da herpetofauna na região mostraram que as comunidades de lagartos sofreram

impactos significativos, incluindo a redução na riqueza de espécies (Brandão 2002, Santoro 2012). Selecionei *Gymnodactylus amarali* (Gekkonidae), o lagarto mais abundante na área, como objeto deste estudo. De fato, lagartos em áreas isoladas formam um grupo modelo para estudos sobre os efeitos da fragmentação, por apresentarem baixa mobilidade, especificidade de hábitat, tempo de geração relativamente curto e fácil coleta e observação (Case & Bolger 1991, Foufopoulos & Ives 1999, Losos 2001, 2007, Pianka & Vitt 2003, Schoener *et al.* 2005, Buckley & Roughgarden 2006, Novosolov *et al.* 2013).

Avaliei os efeitos do isolamento na dieta e na morfologia de populações de *G. amarali* em ilhas formadas pelo reservatório da UHE de Serra da Mesa (Figuras 1.6 e 1.7). Foram amostradas cinco ilhas e cinco áreas nas margens do reservatório (tomadas como controle), para avaliar as mudanças que ocorreram 15 anos após o isolamento das populações. Com base em informações obtidas na literatura e em estudos prévios no local (Brandão 2002, Santoro 2012), propomos as seguintes hipóteses:

1. *Populações insulares de Gymnodactylus amarali tem nicho alimentar mais amplo, baseado no tamanho da presa, do que populações continentais.* A redução da riqueza nas ilhas reduz a competição interespecífica, resultando em novos tipos de recursos disponíveis e favorecendo a expansão de nicho das espécies remanescentes (liberação ecológica). Como *G. amarali* possui dieta especializada em cupins (Colli *et al.* 2003), esta expansão não ocorre através da adição de novos táxons em sua dieta. Contudo, a nova disponibilidade de recurso possibilita o consumo de diferentes tamanhos de cupins, aumentando a largura de nicho ao longo da dimensão de tamanho das presas.
2. *Populações de G. amarali nas ilhas consomem cupins maiores que as das margens do reservatório.* Assumido que a expansão da dieta é esperada em direção ao consumo de presas maiores por razões energéticas (Schoener 1969), o aumento da largura de nicho, hipótese #1, resulta em maior tamanho médio de presas sendo consumidas nas ilhas.
3. *Indivíduos de G. amarali nas ilhas possuem comprimento de cabeça maior do que aqueles nas margens, para o mesmo tamanho corporal.* Para consumir presas maiores assume-se que é necessário aparelho trófico maior. Contudo, a vantagem energética de consumir presas maiores diminui se os requerimentos totais de energia aumentam, o que seria o caso, se o aumento no aparelho

trófico fosse acompanhado pelo aumento proporcional no tamanho do corpo. Sendo assim, hipotetizei que populações insulares têm cabeças maiores para determinado tamanho de corpo, permitindo aumento no tamanho das presas consumidas sem aumento substancial dos requerimentos energéticos (Schoener 1969).

3.2 METODOLOGIA

Área de Estudo

O estudo foi conduzido nas ilhas e margem do setor 1 do reservatório de Serra da Mesa (Figuras 1.6 e 1.7). A vegetação das áreas amostradas é composta de cerrado sentido restrito e algumas manchas de cerrado rupestre.

A herpetofauna local tem sido monitorada desde 1996 (Brandão 2002, Brandão e Araújo 2008, Santoro 2012, Lins 2013). Cinco anos após o fechamento das comportas e início do alagamento, a riqueza de lagartos reduziu devido à rápida extinção de uma espécie, *Ameiva ameiva* (Brandão 2002) e de outras cinco depois de 15 anos do início do enchimento (Santoro 2012).

Foram amostradas cinco ilhas (I34, I35, I37, I38 e IX, Figura 1.7) e cinco áreas de margens como controle (M1, M2, M3, M4 e M5, Figura 1.7). As amostragens foram realizadas entre julho e outubro de 2011. Todos os locais apresentavam características estruturais e de microhabitat semelhantes vegetação, oferta de cupinzeiros, tocas e outros abrigos típicos. Das cinco ilhas selecionadas para este estudo, quatro foram formadas nos primeiros três meses após o fechamento das comportas (Brandão 2002). A quinta ilha (IX) permaneceu conectada ao continente por períodos mais longos, separando-se apenas quando o reservatório atingia o volume máximo. Contudo, mesmo quando conectada ao continente, esta ilha se manteve isolada das demais desde o início (Brandão 2002). Desta forma, qualquer alteração depois da insularização, ocorreu de forma independente em cada ilha.

Procedimentos de campo

Para a coleta dos lagartos foi usada a “amostragem exaustiva em quadrados”, metodologia desenvolvida e descrita por Brandão (2002). A metodologia detalhada já foi descrita no tópico “Metodologia Geral” do capítulo 1.

Procedimentos de laboratório

Foram medidos o comprimento rostro-cloacal (CRC) e o comprimento da cabeça (da abertura anterior do tímpano a ponta do focinho) dos lagartos. Todas as medidas foram tomadas pela mesma pessoa. Para determinar a dieta, analisei o conteúdo estomacal de cada indivíduo utilizando lupa estereoscópica e identificando os itens ao nível de ordem. *Gymnodactylus amarali* é altamente especializado em isoptera (Colli *et al.* 2003) e 90% de todos os itens identificados no presente estudo foram cupins. Desta forma, utilizei apenas este taxa nas análises. Os comprimentos de presa (mm) foram medidos com papel milimetrado e os itens muito digeridos foram descartados. Também realizei a sexagem dos indivíduos para ver se existia algum padrão relacionado ao sexo.

Métodos Estatísticos

A amplitude de nicho alimentar foi calculada utilizando comprimento de presa como dimensão. Foi analisado o conteúdo de 52 estômagos de *Gymnodactylus amarali*, 22 das ilhas e 30 da margem. Cada área foi considerada uma população distinta, nas três ilhas e três áreas de margem das 10 áreas amostradas; duas ilhas e duas áreas de margem não foram utilizadas nas análises de largura de nicho por não apresentarem tamanho amostral satisfatório (áreas com menos de 50 itens de presa). Além disso, utilizei apenas indivíduos que consumiram três ou mais itens de presa.

Sete categorias de comprimento de presa (em mm) foram definidas: 2-2,9; 3-3,9; 4-4,9; 5-5,9; 6-6,9; 7-7,9; 8-8,9. Calculei a largura de nicho (B) para cada população utilizando o inverso do Índice de Diversidade de Simpson (Simpson 1949):

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

onde p_i é a proporção de itens de determinado tamanho (comprimento) i encontrado na dieta da população e n é o número de categorias. O cálculo de largura de nicho utilizando este índice gera valores que variam entre 1 e n ; valores próximos a 1 representam nicho mais estreito (a população consome pouca variedade de itens de presa), enquanto valores próximos a n representam nicho mais amplo (população mais generalista).

Para detectar as diferenças nas larguras de nicho entre as duas localidades foi utilizado teste-t unicaudal para amostras independentes, utilizando os valores médios de B para ilhas e margens. O teste unicaudal foi utilizado por haver hipóteses direcionais.

Foram realizadas Análises de Covariância (ANCOVA) para avaliar diferenças no comprimento da cabeça (variável dependente) de *Gymnodactylus amarali* entre ilhas e margens (variável independente), utilizando o tamanho corporal (CRC) como co-variável. Escolhi o comprimento de cabeça como variável morfológica focal por ser, funcionalmente, diretamente relacionada ao tamanho da presa (Schoener 1967, Schoener & Gorman 1968, Pianka & Pianka 1976, Herrel *et al.* 2001). Indivíduos com cabeças maiores podem ingerir presas maiores, e isto acaba resultando na diversificação do tamanhos de presa potencialmente maior para lagartos de cabeças maiores (Schoener 1969, Cohen *et al.* 1993). Nas análises foram utilizados 51 indivíduos nas ilhas e 44 nas áreas de margens. Também foi realizada ANCOVA de dois fatores adicionando sexo como segunda variável independente, visando avaliar o efeito do sexo sobre o comprimento de cabeça entre ilhas e margens.

Após estas análises, realizei uma nova ANCOVA de um fator para testar se lagartos do mesmo tamanho corporal estavam consumindo presas de diferentes tamanhos em ilhas e margens do reservatório. O comprimento médio de cupins na dieta individual foi usado como variável dependente, o CRC dos como lagartos co-variável e a localidade (ilhas vs. margens) foi o fator tratamento (variável independente). Nenhuma regressão mostrou interação entre o tratamento e a co-variável ($p > 0.05$), portanto os resultados das ANCOVAs puderam ser considerados.

Nas análises acima, os dados de todas as localidades foram agrupados em dois grupos, ilhas e margem. Para executar a análise levando em conta a natureza discreta de cada local de estudo, foram calculados os resíduos do comprimento de cabeça para cada indivíduo a partir de regressão linear utilizando todos os dados combinados, incluindo

ambos os sexos. Em seguida, foi tirada a média residual de cada local, obtendo cinco valores de resíduo médio para ilhas e cinco para margem. Realizei o teste-t com estas médias, onde a hipótese direcional é de que ilhas têm resíduos maiores do que as áreas de margem. Devido ao tamanho amostral inadequado do comprimento de presa para alguns indivíduos em algumas localidades, uma análise similar não pode ser realizada utilizando os resíduos de tamanho de presa. Também foram realizadas as mesmas análises separando machos de fêmeas, utilizando apenas áreas com pelo menos cinco indivíduos (três ilhas e três áreas de margens).

Apenas indivíduos sexualmente maduros foram utilizados em todas as análises com no mínimo 27 mm de CRC (Colli *et al.* 2003) para ambos os sexos. Três indivíduos foram removidos das análises por estarem muito danificados.

As análises estatísticas foram realizadas utilizando os softwares SAS 8.1 para Windows (SAS Institute, 2010), IBM®, SPSS® Statistics 21 para Macintosh (IBM Corp. 2012), ePAST v.3.04 para Macintosh (Hammer *et al.* 2001). O teste de normalidade Shapiro-Wilk mostrou que nenhum conjunto de dados foi diferente do normal.

3.3 RESULTADOS

Dieta

Utilizando o inverso do índice de diversidade de Simpson, todas as populações das ilhas apresentaram maior largura de nicho alimentar, em relação a tamanho de presa, do que as populações das margens ($t = 2.511$, $p = 0.033$; Tabela 3.1). Isto indica que lagartos nas ilhas consomem maior variedade de tamanho de presas do que os lagartos das áreas não-isoladas. Estes resultados corroboram a hipótese #1, de que populações de *Gymnodactylus amarali* em Serra da Mesa de fato ampliaram seu nicho alimentar quando isolados.

Tabela 3.1: Largura de nicho (B) alimentar para populações de *Gymnodactylus amarali* em ilhas e nas margens do reservatório da Usina Hidroelétrica de Serra da Mesa, Goiás, usando o inverso do índice de diversidade de Simpson (Simpson 1949).

	B
Margem M01	2.917
Margem M02	2.259
Margem M04	1.964
Ilha I34	3.399
Ilha I35	3.160
Ilha I38	4.645
Média margem	2.380
Média ilhas	3.735
Valor de t	2.511
Valor de p	0.033

Devido à expansão diferencial ao longo da dimensão de tamanho de alimentos em direção a presas maiores, *Gymnodactylus amarali* em ilhas estão consumindo cupins maiores do que aqueles com o mesmo CRC em áreas continentais (médias ajustadas: 4,93mm (ilhas) vs 4,23mm (continente), $F_{1,48} = 4.265$, $p = 0.044$, Figura3.1A) (Hipótese #2).

Figura 3.1A

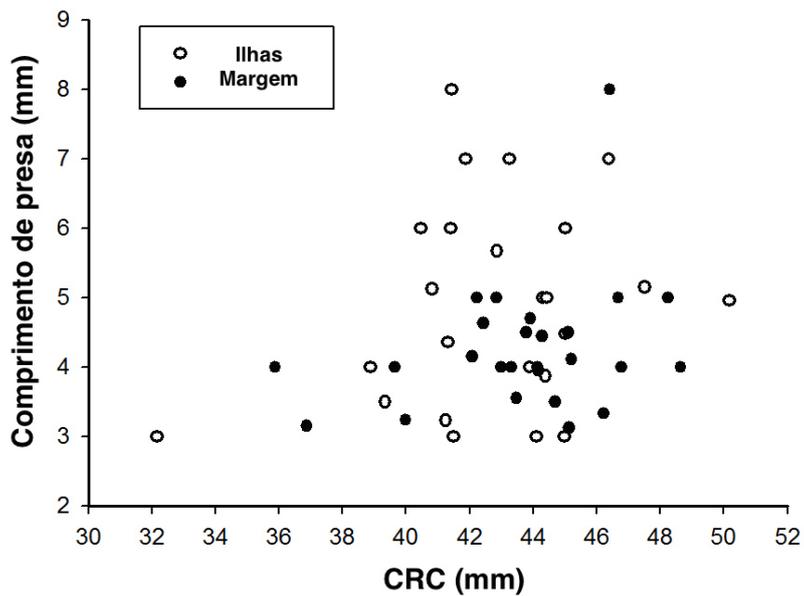


Figura 3.1B

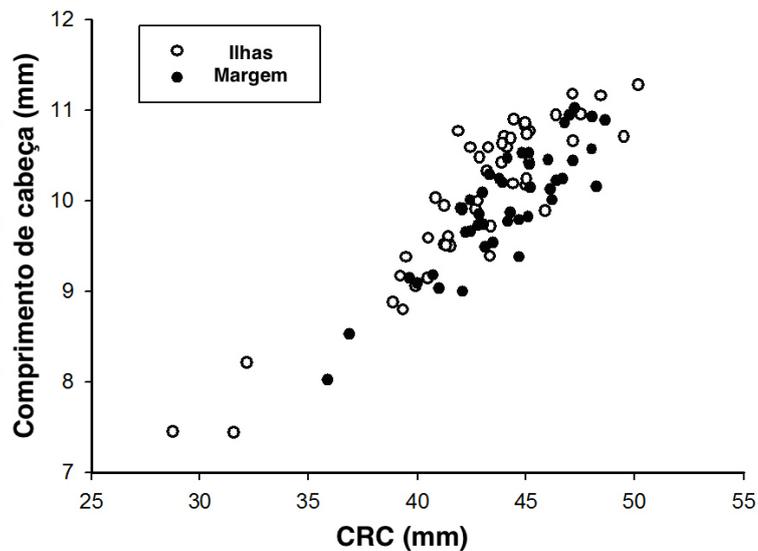


Figura 3.1. Tamanho médio de presa (3.1A) e comprimento de cabeça (3.1B) em função do tamanho corporal (CRC) para *Gymnodactylus amarali* em ilhas e nas margens do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás. Cada ponto é um indivíduo separado.

Morfologia

Os lagartos apresentaram comprimento de cabeça maior, em relação ao tamanho do corpo, nas ilhas em comparação com as margens (médias ajustadas 10.8 vs 9.8 mm, $F_{1,90} = 21.128$, $p = 0.0001$; Figura 3.1B), corroborando nossa hipótese #3. É importante ressaltar

que a variação no tamanho corporal é similar entre indivíduos de ilhas e margens. Não encontrei diferenças estatísticas no comprimento da cabeça entre sexos (comp. da cabeça ~ sexo, $F = 2.173$, $p = 0.144$), nem na interação entre sexo e localidade (comp. da cabeça ~ sexo*localização, $F = 1.188$, $p = 0.279$), mostrando que diferenças no tamanho da cabeça não é artefato de eventual dimorfismo sexual.

Este resultado foi corroborado pela análise de resíduos, que considera cada local como uma população separada. Todas as populações insulares têm o comprimento médio de cabeça maior que as populações do continente ($t = 4.216$, $p = 0.003$). De fato, há um ranking perfeito (Figura 3.2). Fêmeas e machos analisados separadamente ainda mostraram um ranking perfeito, contudo, apenas os resultados para as fêmeas foram significativos ($p = 0.005$, $p = 0.06$, respectivamente; Figuras 3.3A e 3.3B).

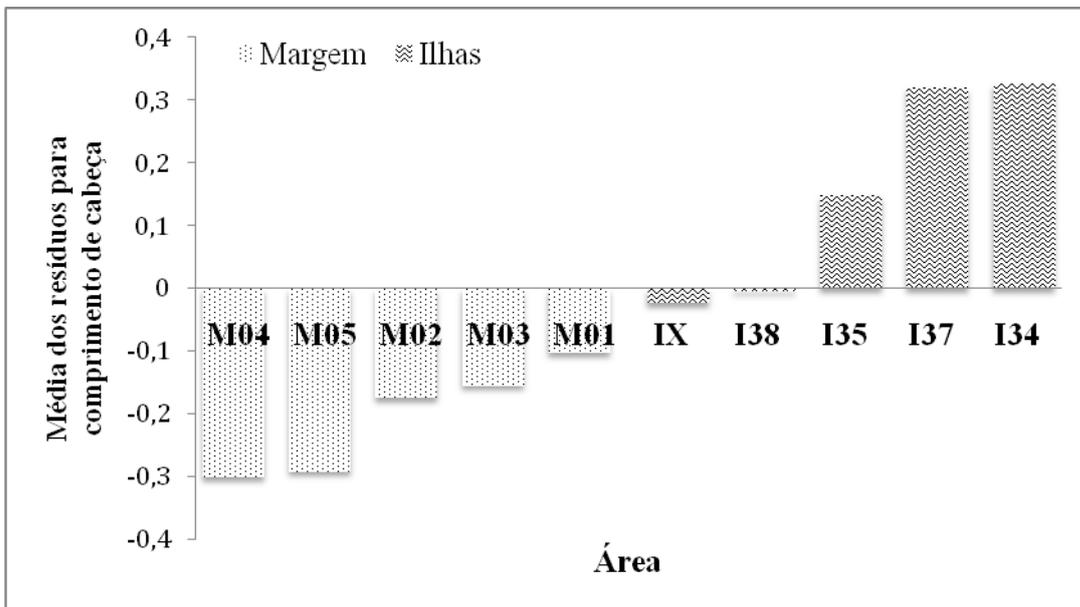


Figura 3.2. Média dos resíduos de tamanho de cabeça provenientes de regressão linear do comprimento de cabeça vs CRC de *Gymnodactylus amarali* de cinco ilhas e cinco áreas de margens do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás.

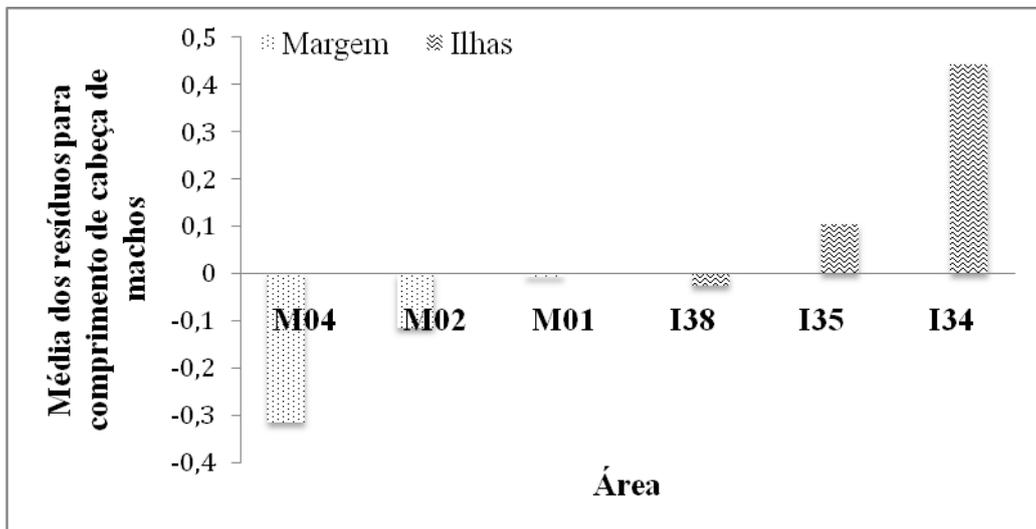
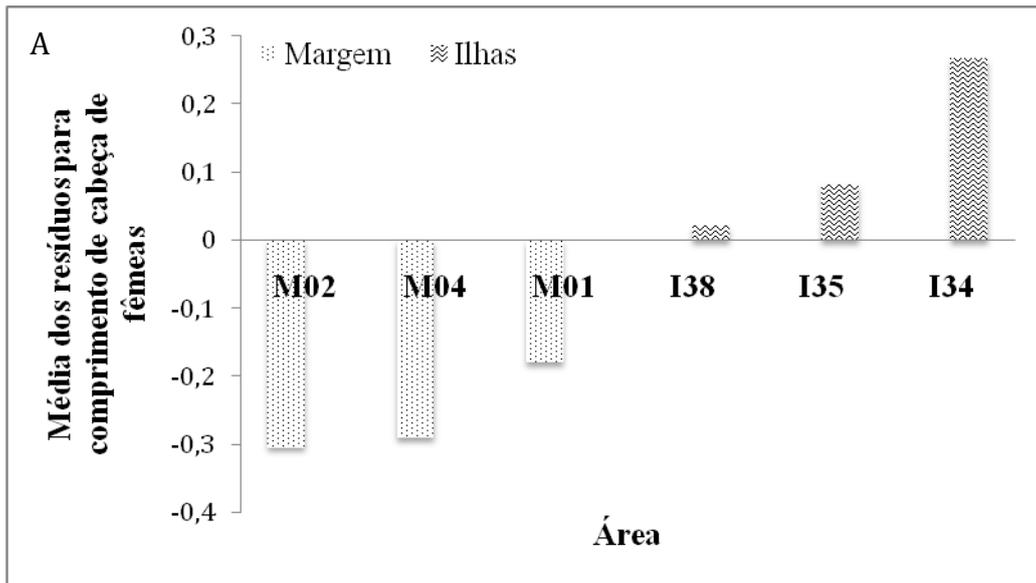


Figura 3.3. Média dos resíduos de tamanho de cabeça provenientes de regressão linear do comprimento de cabeça vs CRC de fêmeas (3.3A) e machos (3.3B) de *Gymnodactylus amarali* de três ilhas e três áreas de margens do reservatório da usina Hidroelétrica de Serra da Mesa, Goiás.

3.4 DISCUSSÃO

De acordo com a hipótese de liberação ecológica, a perda de espécies em ilhas continentais recém formadas resulta na redução da competição interespecífica e conseqüentemente menor competição por certos recursos, permitindo que as espécies se alimentem de um maior espectro de presas, ou seja, apresentem nicho alimentar mais amplo (MacArthur *et al.* 1972, Pianka 1974, Bolnick *et al.* 2010). Além disso, é esperado que populações insulares desenvolvam adaptações morfológicas apropriadas, que as permitam utilizar esta maior gama de recursos disponíveis, de forma mais eficiente (Des Roches *et al.* 2011). Nossos resultados confirmam estas previsões. As populações de *Gymnodactylus amarali* das ilhas de Serra da Mesa aumentaram sua largura de nicho alimentar através da adição de cupins de tamanhos maiores em sua dieta. Elas também exibem cabeças de comprimento maior, em relação ao corpo, quando comparadas aos seus coespecíficos na margem do reservatório. Estes dois resultados estão diretamente relacionados, uma vez que lagartos com aparelhos tróficos maiores são capazes de ingerir presas maiores e ainda continuar ingerindo presas pequenas (Schoener 1969, Cohen *et al.* 1993), adicionando assim, novos itens à dieta e expandindo seu nicho ao longo da dimensão de tamanho de presa. Esta mudança morfológica pode ser exemplo da morfologia generalista (sensu Des Roches *et al.* 2011) como adaptação em espécies que se tornaram isoladas.

Outro resultado interessante foi que as populações insulares estão consumindo, em média, cupins maiores que aquelas no continente. Isto pode estar ocorrendo porque, uma vez que os lagartos têm uma morfologia que os permite o consumo de maior variedade de tamanho de presas, eles podem preferir aquelas que lhes fornecessem maior quantidade de energia por tempo de manuseio e ingestão, neste caso, presas maiores. Com efeito, Cohen *et al.* (1993) mostrou relação positiva entre tamanho de presa e tamanho do predador para ampla variedade de organismos. No entanto, predadores maiores nem sempre podem consumir sua presa preferida (Schoener & Gorman 1968). Em particular, devido à menor abundância de alimentos de grande porte (Schoener & Janzen 1968), predadores maiores podem comer itens pequenos. Além disso, eles podem buscar presas pequenas se precisarem fazer apenas um esforço mínimo, como no caso de presas pequenas ocorrerem ao lado de seu poleiro, uma ocorrência relativamente frequente devido à maior abundância de pequenos artrópodes (Schoener & Janzen 1968), ou no caso de presas agrupadas, como

cupins. O inverso, onde predadores pequenos comeriam grandes presas, seria infrequente: o gasto energético capturando e ingerindo o alimento seria relativamente alto, por causa do tamanho pequeno do aparelho trófico. Além disso, presas grandes não são encontradas com tanta frequência (Schoener & Janzen 1968). A Figura 3.1A ilustra esta variabilidade: enquanto os menores lagartos nunca consomem presas grandes (presumivelmente porque eles não podem consumi-la de forma eficiente), os maiores frequentemente consomem presas pequenas.

Note que há grande variação na relação predador e tamanho da presa, a qual poderia afetar significativamente estudos empíricos. Quando se reúne informações de dieta no campo, frequentemente (como no nosso caso) espécimes são coletados e estômagos analisados, não permitindo análise da dieta em longo prazo. Assim, o conjunto de itens alimentares de cada indivíduo é apenas uma pequena amostra dos itens que aquele indivíduo poderia consumir durante sua vida, mais especificamente, representa muito menos do que ele poderia consumir durante alguns dias. Esta “fotografia” poderia muitas vezes ser diferente da sua dieta, por exemplo, da distribuição de tamanhos de presa ao longo do tempo. Desta forma, estudos futuros devem focar de que forma o comportamento de forrageio ao longo de um período (i.e. ano ou estação) afeta sua amplitude de tamanho de presas.

Uma hipótese alternativa é que o tamanho corporal médio de espécies de cupins (ou dos indivíduos dentro das espécies) que habitam as ilhas seja maior que aqueles do continente. Sob esta hipótese, as populações ainda divergiriam de forma independente, mas a explicação seria diferente. Nós sugerimos que esta hipótese é improvável por duas razões. Primeiro, alguns lagartos consumiram pequenos cupins nas ilhas (Figura 3.1A), verificando que pequenos cupins estavam presente nas ilhas. Segundo, se o tamanho médio dos cupins fosse maior, provavelmente haveria um deslocamento de nicho e não um aumento na amplitude.

Um resultado interessante deste estudo é o tamanho relativo da cabeça dos lagartos ser maior nas ilhas do que nas áreas de margem adjacentes. A relação mostra perfeita separação: todas as populações das ilhas têm cabeças maiores do que todas as populações do continente (Figura 3.2). Considerando o processo de formação das ilhas, é provável que as cinco populações insulares desenvolveram esta característica independentemente uma das outras. Das cinco ilhas amostradas, quatro (I38, I35, I37 e I34 – Figura 1.7) foram

criadas imediatamente após o início do enchimento do reservatório (Brandão 2002). Isto indica que, inicialmente, cada população em cada ilha tinha características similares aos seus coespecíficos das outras ilhas e também do continente, uma vez que, antes da separação eles eram parte da mesma população. Assim, cada nova população de *Gymnodactylus amarali* desenvolveu os mesmos traços de forma independente em cada ilha, impulsionado por mudanças similares na estrutura da comunidade nas áreas recém isoladas. A redução na competição interespecífica e o conseqüente aumento na disponibilidade de certos recursos levou a expansão do nicho alimentar, onde presas maiores foram, particularmente, mais selecionadas. O forrageio de presas maiores selecionou lagartos com a cabeça relativamente maior, por serem mais eficientes no consumo deste recurso. É importante indicar que o tamanho corporal dos indivíduos das ilhas e da margem é semelhante (Figura 3.1). O aumento do tamanho relativo da cabeça é a peça chave. Isto é um forte indicativo de convergência fenotípica.

Uma hipótese alternativa poderia ser a competição entre machos por parceiras, onde machos de cabeças maiores sendo selecionados sexualmente nas ilhas devido a algum aumento na densidade dentro da espécie. Embora Colli *et al.* (2003) tenha encontrado cabeças ligeiramente maiores em machos quando comparados a fêmeas, eu não encontrei nenhuma diferença sexual significativa no nosso estudo. Diferenças no comprimento da cabeça não foram encontradas entre sexos de todos os indivíduos, na interação entre sexo-localidade (ilhas x margens), entre sexos dentro de ilhas e nem apenas para as margens. Isto pode ser um indicativo de que a seleção sexual pode ser menos expressiva do que a seleção na dieta. Por outro lado, as análises de comprimento médio das cabeças separadas entre sexo (Figura 3.3) mostraram um ranking perfeito de comprimento médio de cabeças, sendo maior em todas as ilhas quando comparadas com todas as áreas de margem (Figura 3.3A e 3.3B). No entanto, em contraste com as fêmeas, a relação para os machos foi apenas marginalmente significativa.

A quinta ilha amostrada, ilha IX (Figura 1.7) é a mais semelhante ao continente no comprimento relativo da cabeça (Figura 3.2). Ela esteve isolada das demais ilhas desde o início do enchimento do reservatório, mas se manteve conectada ao continente por longos períodos. Através de imagens de satélite pude observar que ela esteve separada apenas quando o reservatório atingia sua capacidade máxima, o que ocorreu algumas vezes durante estes 15 anos. Isto indica que o tempo de isolamento para esta ilha é menor do que

para as outras. Além disso, a ilha IX está mais próxima da margem e, por isso, pode ter recebido mais imigração do continente. Por estas razões, é de se esperar que as mudanças adaptativas em IX não seriam tão extremas como nas outras ilhas

Um exemplo de mudança morfológica previsível e repetitiva é o estudo de Fenchel (1975) com gastrópodes *Hydrobia* na Dinamarca. A amplitude de ocorrência de duas espécies nestes depósitos alimentares (diatomáceas e material orgânico acumulado em pedregulhos) se sobrepôs por várias vezes repetidamente e independentemente ao longo de 150 anos após o colapso de uma barreira no mar. Em cada área as espécies evoluíram a mesma diferença de tamanho, um exemplo notável de deslocamento paralelo de caractere. As diferenças de tamanho na *Hydrobia* correspondem a diferenças no tamanho da presa, e o deslocamento do caractere sugere similaridade limitante na distribuição dos tamanhos de presa das duas espécies de aproximadamente $d/w = 1$, confirmando a expectativa teórica. Um segundo exemplo de deslocamento de caractere paralelo que ocorre com os peixes esgana-gato (*Gasterosteus*) estudados por Schluter (2000): espécies solitárias possuem estrutura presente nas brânquias de comprimento intermediário quando comparadas a pares de espécies simpátricas, as quais apresentam diferenças morfológicas relacionada com a profundidade de hábitat. Em escala muito maior, os *Anolis* do Caribe apresentam evolução paralela independente: as quatro maiores ilhas (as Grandes Antilhas) apresentam o mesmo conjunto de “ecomorfos” — espécies especializadas no uso de determinadas alturas e diâmetros de poleiros — e esta característica evoluiu e forma independente e repetidamente em cada ilha (Losos 1992, 2009). Um sistema mais diversificado são os peixes ciclídeos de lagos Africanos, que desenvolveram morfologias semelhantes e repetidamente associada com aspectos alimentares e/ou de hábitat (Kocher 2004). Embora não sendo um estudo de convergência, Huey & Pianka (1974) mostraram um deslocamento de caractere previsível no lagarto fossorial *Typhlosaurus*, especialista em cupins, incluindo alterações no tamanho de presa correspondente a mudanças morfológicas.

3.5 CONCLUSÃO

As diferenças encontradas na amplitude de nicho alimentar e morfologia de *G. amarali* das ilhas em relação aos do continente, fornecem fortes evidências de que circunstâncias particulares moldam finamente a estrutura das espécies em comunidades. São alterações previsíveis e convergentes, com todas as populações das ilhas, desenvolvendo de forma independente características similares. Assim, o trabalho ilustra

que populações podem responder rapidamente e em paralelo a mudanças ecológicas, fazendo com que os resultados deste estudo sejam de grande interesse ecológico.

4. EFEITOS DO ADENSAMENTO EM UM LAGARTO ESPECIALISTA (*Gymnodactylus amarali* (Gekkonidae)) EM ILHAS CONTINENTAIS ARTIFICIAIS

RESUMO

O aumento na densidade de indivíduos em áreas remanescentes é fenômeno esperado em ilhas continentais recém-criadas, devido ao deslocamento de indivíduos das áreas afetadas. Utilizei dados coletados por 15 anos em comunidades de lagartos de ilhas continentais em um reservatório artificial e testei a ocorrência do adensamento em *G. amarali*, avaliando mudanças na condição corporal e o uso de recursos pelo lagarto. Antes da formação das ilhas, em 1996, as amostragens foram realizadas em parcelas de 72 m². Em 2001 e 2011 foram amostradas dez parcelas de 2500 m² em cada ano, sendo cinco nas ilhas e cinco na área da margem do reservatório. A densidade de *G. amarali* foi significativamente maior em ilhas em 2001, quando comparadas com as áreas de 1996 e ilhas de 2011. Por outro lado, a condição corporal dos lagartos nas ilhas em 2001 foi mais baixa que a observada em 1996 e 2011. Essa queda na condição corporal ocorreu, provavelmente, em decorrência do estresse causado pelo aumento na competição intraespecífica, devido ao adensamento. Aumento no número de lagartos por cupinzeiro e na proporção de *G. amarali* fora dos cupinzeiros também foram observados em 2001 em áreas onde ocorreu o adensamento, sinalizando que os cupinzeiros ocupados atingiram sua capacidade suporte, levando os demais indivíduos a buscarem microhabitats sub-ótimos, o que pode ter influenciado na sua condição corporal. Contudo, mesmo havendo lagartos fora dos cupinzeiros, ainda havia cupinzeiros desocupados, sugerindo que outros fatores regulam a ocupação de cupinzeiros pela espécie. Nossos resultados sugerem que o adensamento resultante da formação de áreas isoladas tem impacto na utilização de recursos e diminui a condição corporal das espécies.

Palavras-chave: Cerrado, efeitos de adensamento, condição corporal, densidade de lagartos, Gymnodactylus amarali, ilhas continentais, disponibilidade de recursos, insularização, uso de cupinzeiro.

ABSTRACT

Increase in density of individuals in remaining areas is an expected phenomenon in newly created land-bridge islands, due to the displacement of individuals from the affected areas. Apparently, this increase is immediate and temporary, usually followed by a decrease in abundance, since communities tend to return to the balance determined by resources availability and environmental interactions, especially intraspecific competition, in the case of specialist species. In spite of its temporary aspect, crowding may cause changes in individuals body condition. *Gymnodactylus amarali* is a Cerrado endemic lizard and an specialist on termites, using termite nests as shelter and place of foraging. Using data collected by 15 years of lizards communities in land-bridge islands of a large reservoir, I tested the occurrence of crowding in *G. amarali*, assessing changes in body condition and the use of resources by lizard. Before the islands formation, in 1996, samples were taken in 72m² plots. In 2001 and 2011, ten plots of 2500m² were sampled each year, five on islands and five on mainland. The density of *G. amarali* was significantly greater on islands in 2001 when compared with 1996 and 2011. On the other hand, the body condition on islands in 2001 was lower than that observed in 1996 and 2011. This decrease was probably due to the stress caused by the increase in intraspecific competition, due to crowding. An increase in the number of lizards by termite nest and in the proportion of *G. amarali* out of termite mounds were also observed in 2001 in areas where crowding has occurred, signaling that the occupied mounds reached their carrying capacity, leading other individuals to find suboptimal microhabitats, which may have influenced their body condition. However, even with lizards out of the termite mounds, there was still unoccupied termite nest, suggesting that other factors regulate the occupation of the termite mounds by the species. Our results suggest that the crowding resulting of the isolated areas formation has an impact on resource utilization and reduces the body quality of the species.

Key words: Cerrado, crowding effects, body condition, gecko density, Gymnodactylus amarali, land-bridge islands, resources availability, insularization, termitaria use.

4.1 INTRODUÇÃO

Fatores que regulam o tamanho de populações animais na natureza são considerados como questão central em ecologia e conservação da biodiversidade. O número de indivíduos que certa área pode suportar é determinado, fundamentalmente, pela disponibilidade de recursos (Begon & Mortimer 1986). A disponibilidade de recursos pode ser definida como o produto da abundância bruta dos recursos factíveis de uso pela espécie e a força das interações ecológicas entre e dentro das espécies, tais como competição e predação (Ricklefs 1997, Begon *et al.* 2006). Para espécies cujo tamanho da população é regulado principalmente por interações ecológicas, a diminuição do número de competidores interespecíficos e/ou predadores tipicamente leva ao aumento do tamanho da população (MacArthur *et al.* 1972, Case 1975). Além disso, a diminuição na força das interações ecológicas é muitas vezes acompanhada pelo aumento na amplitude de nicho, e pode também estar associado a alterações na morfologia (MacArthur *et al.* 1972, Case 1975, Mesquita *et al.* 2007, Costa *et al.* 2008). Todos estes fatores em conjunto, representam a liberação ecológica (MacArthur *et al.* 1972, Case 1975, Mesquita *et al.* 2007, Costa *et al.* 2008, Bolnick *et al.* 2010).

Em espécies especialistas, a predação e a competição interespecífica podem ser menos relevantes que a oferta bruta de recursos (Schoereder *et al.* 2004). Desta forma, efeitos de adensamento apresentam interessante questão ecológica, visto que o aumento em sua população pode levar ao aumento na competição intraespecífica (Darveau *et al.* 1995, Schoereder *et al.* 2004).

Efeitos de adensamento relacionados à fragmentação de hábitat criam oportunidade especial para avaliar como o aumento na densidade de indivíduos afeta sua utilização de recurso e também sua condição corporal (Jakob *et al.* 1996, Green 2001). Efeito de adensamento populacional pode ser definido como aumento na densidade de animais em habitats remanescentes (ou fragmentos) resultante do seu deslocamento de seu hábitat de origem (Leck 1979, Noss 1981, Groom *et al.* 2006). Este adensamento é aparentemente temporário, geralmente seguido por rápido declínio populacional das espécies (Bierregaard *et al.* 1992, Stouffer & Bierregaard 1995, Debinski & Holt 2000), ou em longo prazo, débito de extinção (Ewers & Didham 2006), e parece ser um fenômeno generalizado relacionado à fragmentação causada pela perda de hábitat (MacReadie *et al.* 2010). Embora seja razoável prever que o adensamento cause efeitos negativos nas espécies (Gromko *et al.* 1973, Hagan *et al.* 1996), pouco se sabe sobre seus impactos ecológicos na

utilização de recursos e na condição corporal das espécies (Hagan *et al.* 1996) e não há estudos avaliando seus efeitos em lagartos.

A condição corporal é um parâmetro diretamente relacionado com a oferta de recursos no ambiente (Jakob *et al.* 1996, Green 2001). Ela relaciona o tamanho corporal e a massa do indivíduo para avaliar seu estado nutritivo e é influenciada por estresses ambientais, principalmente aqueles que alteram a disponibilidade de recursos alimentares (Wikelski & Trillmich 1997). Maior tamanho corporal pode ser favorável para diversas atividades. No entanto, é mais difícil sustentar um corpo grande devido à maior necessidade energética, sendo necessária maior quantidade de alimentos para evitar a desnutrição (Wikelski & Trillmich, 1997). Sendo assim, em áreas com alta competição intraespecífica, como pode ocorrer nos casos de adensamento, a oferta de recursos diminui, afetando a condição corporal dos indivíduos, e conseqüentemente atividades básicas como sobrevivência, crescimento e/ou reprodução.

Um excelente laboratório para se avaliar os efeitos do adensamento sobre as populações são os reservatórios das Usinas Hidrelétricas (UHE). Diversas ilhas continentais de diferentes tamanhos geralmente são formadas durante o enchimento dos reservatórios. Na UHE de Serra da Mesa, Goiás após o processo de insularização não foi mais detectada a presença de algumas espécies de lagartos de grande porte (famílias Teiidae e Tropicoduridae) das ilhas, enquanto a densidade de espécies de pequeno porte (famílias Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae, Gymnophthalmidae e Scincidae) tornou-se significativamente mais alta nas ilhas em comparação com a margem cinco anos após a formação completa da maioria delas (Brandão 2002). Dez anos depois, a abundância de lagartos nas ilhas foi menor quando comparada com a margem, exceto *Gymnodactylus amarali*, que apresentou abundância semelhante entre ilha e margens (Santoro 2012).

No presente estudo avalio o uso de cupinzeiros como abrigo por *Gymnodactylus amarali*, e mudanças na condição corporal antes, durante e depois da insularização de hábitat na área do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás (ao longo de 15 anos), verificando como os efeitos de adensamento afetam o *fitness* deste lagarto especialista. Para isto, utilizei os dados coletados em 1996, 2001 (Brandão, 2002) e em 2011. Com base em informações obtidas na literatura e nos estudos prévios no local, proponho as seguintes hipóteses:

1. *A abundância de Gymnodactylus amarali foi maior nas ilhas em 2001 quando comparados às áreas amostradas em 1996 e ilhas amostradas em 2011. O enchimento do reservatório e, conseqüentemente, a supressão de áreas nativas,*

fez com que indivíduos de *G. amarali* se deslocassem para as partes mais altas, fugindo do alagamento. Isso causou adensamento da população nas ilhas recém formadas, amostradas em 2001. Contudo, como o adensamento tem efeito temporário, a abundância voltou a diminuir em 2011 em direção ao equilíbrio da população (Bierregaard *et al.* 1992, Stouffer & Bierregaard 1995, Debinski & Holt 2000).

2. *Os indivíduos de G. amarali apresentaram condição corporal menor em 2001, quando comparados com 1996 e 2011.* O aumento na competição intraespecífica nas populações de *G. amarali* resultante do adensamento em 2001 previsto na hipótese anterior (#1), causou estresse nestes lagartos, afetando sua condição corporal. A redução da abundância em 2011 propiciou melhora na condição corporal (Jakob *et al.* 1996, Green 2001).
3. *A quantidade de Gymnodactylus amarali por cupinzeiro e utilizando microhabitats sub-ótimos fora deles é maior nas áreas de maior densidade.*
O adensamento nas ilhas em 2001, previsto na hipótese #1, faz com que mais lagartos usem os cupinzeiros. Ao atingir a capacidade suporte dos cupinzeiros, os indivíduos precisam buscar outro microhabitat.

4.2 METODOLOGIA

Área de Estudo

Todas as amostragens foram realizadas nas ilhas e margens do setor 1 do reservatório de Serra da Mesa (Figuras 1.6 e 1.7; ver “Metodologia Geral” do capítulo 1). Apesar do foco ser transformações temporais em áreas insulares, avaliei também áreas de margem para descrever os padrões ocorridos ali. O primeiro monitoramento da herpetofauna foi realizado entre Maio e Junho de 1996, com outro entre Junho e Setembro de 2001 e o último entre Julho e Setembro de 2011, perfazendo um total de 15 anos de estudos (Brandão 2002, Brandão e Araújo 2008, Santoro 2012, Lins 2013).

Para este estudo, os dados de 1996 foram coletados em seis topos de morro. Alguns destes topos se tornariam ilhas (I34, I35, I23 e I1) após o enchimento, e outros (M41 e M42) se tornariam margens do reservatório (Figura 1.7). Na amostragem realizada em 2001, cinco anos depois, foram escolhidas cinco ilhas (I34, I35, I37, I38 e ilhota; Figura 1.7), duas das quais já haviam sido amostradas em 1996, e cinco localidades na margem (M41, M42, M1, M2 e M5; Figura 1.7), com duas também já amostradas em 1996. A

última amostragem, realizada 15 anos após o início do enchimento, em 2011, foi realizada nas mesmas áreas de 2001. Contudo, como uma destas áreas havia sido inundada (ilhota), e duas áreas de margens se tornaram ilhas (M41 e M42), estas áreas foram substituídas por outra ilha similar em tamanho e estrutura (IX) e duas outras áreas de margens (M3 e M4) (Figura 1.7). O relevo, o solo e a vegetação eram similares para todas as áreas amostradas (Brandão 2002, Santoro 2012).

Procedimentos de campo

Para as análises referentes a 1996, usei os dados coletados por Brandão (2002) em 110 parcelas de 9 x 8 metros (72 m²), sendo de 10 a 35 parcelas por localidade (ver “Metodologia Geral” do capítulo 1). Em 2001 e em 2011, as amostragens também foram realizadas em parcelas, contudo eram maiores (2500m²), sendo apenas uma por localidade. A metodologia nestes dois períodos foi a “amostragem exaustiva em quadrados”, desenvolvida e descrita por Brandão (2002) (ver “Metodologia Geral” do capítulo 1).

Todos os animais capturado sem 2011 foram eutanaziados através de injeção de lidocaína no celoma (licença no 34970-1 SISBIO – Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade), pesados com dinamômetros manuais Pesola® (precisão 0,1 e 0,5 g) e tiveram o comprimento rostro-cloacal (CRC) medido. Essa triagem foi realizada em campo, antes que os animais fossem fixados em formol 10% e preservados em álcool 70%. Os dados de massa e CRC dos indivíduos de 1996 e 2001 foram fornecidos por Brandão (2002), sendo que esses animais também foram pesados e medidos antes da fixação. Indivíduos com lesões ou mutilações que alterassem as medidas de peso e CRC foram retirados das análises. Após a triagem dos dados, todos os animais coletados foram tombados na Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB).

Densidade de *Gymnodactylus amarali*

A densidade (indivíduo/hectare) de *G. amarali* foi calculada para cada área em todos os anos a partir dos dados de abundância e de área amostrada (Tabela 4.1). A variação temporal e espacial da densidade foi testada através de Kruskal-Wallis entre os três anos (1996, 2001 e 2011) para ilhas e margens (de 2001 e 2011) agrupadas, entre os três anos para ilhas e margens e também apenas entre ilhas e margens para 2001 e 2011.

Condição corporal: Massa e comprimento rostro-cloacal (CRC)

Os dados de condição corporal foram retirados de Lins (2013), que analisou a relação CRC/massa para todos os *Gymnodactylus amarali* das mesmas áreas de ilhas e margem usadas neste trabalho em 2001 e 2011, bem como para as áreas de 1996. Para obter os índices de condição corporal foi realizada regressão linear entre os valores agrupados do ln de CRC e ln da massa corporal de todas as populações de *G. amarali*. Os resíduos normalizados (*rstudent*) foram usados como preditor de condição corporal, sendo resíduos positivos indicativo de indivíduos bem nutridos e resíduos negativos, de indivíduos subnutridos. Diferenças nos resíduos entre ilhas e margens foram testadas com Análise de Variância (ANOVA) (Lins 2013).

Disponibilidade e utilização de recurso

Considereei a densidade e volume de cupinzeiros como estimativas da disponibilidade de recursos para *Gymnodactylus amarali*, uma vez que ele é especialista em cupins e também utiliza os cupinzeiros como abrigo (Colli *et al.* 2003). O volume de cada cupinzeiro foi calculado pela fórmula da hemi-elipsóide, dada pela equação:

$$V = 2 (\pi \times d \times D \times h)/3$$

Onde, *d* é o diâmetro do eixo menor, *D* é o diâmetro do eixo maior e *h* é a altura cupinzeiro. Esta fórmula provavelmente subestima o volume dos cupinzeiros porque não leva em conta o desenvolvimento subterrâneo do ninho (Domingos 1983). Contudo, este erro é semelhante para todos os cupinzeiros. Além disso, o solo raso e rochoso das parcelas em Serra da Mesa limita o desenvolvimento subterrâneo dos cupinzeiros, incluindo galerias subterrâneas que podem ser utilizados pelos lagartos. Diferenças entre a disponibilidade dos cupinzeiros nas ilhas e margens, e no decorrer dos anos, foram testadas usando Kruskal-Wallis. As análises de volume foram realizadas para cinco áreas de margem e cinco ilhas de 2001 e para as cinco margens e três ilhas de 2011. Isto porque os dados de volume de duas ilhas em 2011 e das áreas de 1996 estão ausentes.

Calculei a proporção de lagartos dentro e fora dos cupinzeiros para todos os anos e áreas, visando avaliar como se dá a utilização deste recurso (abrigo) por *Gymnodactylus amarali*. As diferenças entre as proporções foram testadas através do Teste de Mann-Whitney. Também calculei o número de lagartos dentro de cada cupinzeiro em quatro ilhas

e quatro margens em 2001. Não foi possível determinar o número de lagartos por cupinzeiro em uma ilha e uma margem de 2001, e em nenhuma localidade em 2011. Diferenças no número de lagartos por cupinzeiro entre ilhas e margens foram testadas através do Kruskal-Wallis. A relação entre o volume de cupinzeiros e o número de lagartos presentes em cada cupinzeiro em margens e ilhas em 2001 foi testada através de regressão linear. Também contabilizei a proporção de cupinzeiros desocupados (sem *G. amarali*) em 1996 e 2001, para averiguar se haviam recursos disponíveis não utilizados. Por falta de dados, não foi possível fazer esta avaliação para 2011.

Para que o uso de cupinzeiros por *Gymnodactylus amarali* não fosse influenciado pelo fogo ou pelo movimento dos pesquisadores dentro das parcelas, todos os cupinzeiros foram inspecionados imediatamente após a montagem dos quadrados e antes da queima. Os cupinzeiros não foram classificados quanto às espécies de cupins. Todos os lagartos encontrados dentro dos cupinzeiros foram coletados em todos os anos. Após a amostragem, as partes quebradas dos cupinzeiros eram reagrupadas para poderem ser utilizadas como abrigo durante a queima por outros lagartos presentes na parcela, e então eram novamente inspecionados após o fogo. Após verificar todos os cupinzeiros e remover a vegetação, a área era vistoriada cuidadosamente (ver “Metodologia Geral” do capítulo 1).

Não foram quantificados os uso da espécie em outros microhabitats porque *Gymnodactylus amarali* é praticamente restrito a cupinzeiros (Colli *et al.* 2003). Além disso, a oferta de outros microhabitats (número de árvores, altura média do dossel, porcentagem de cobertura herbácea, porcentagem de serrapilheira, porcentagem de solo exposto, número e porcentagem de afloramentos rochosos, porcentagem de sombreamento, numero e volume de cupinzeiros, número e área coberta por saueiros, porcentagem de solo argiloso (pós queima) e porcentagem de litossolo (pós-queima) não foi diferente entre ilhas e margens e praticamente não variaram ao longo dos anos (Santoro 2012).

As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software IBM®, SPSS® Statistics 21 para Macintosh (IBM Corp. 2012). Foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk para testar a normalidade dos dados. Dados não normais foram transformados em Z antes das análises (Zar 2010) mas, quando isto não foi possível, fiz uso de testes não paramétricos.

4.3 RESULTADOS

Foram encontrados 13 *Gymnodactylus amarali* em todas as localidades em 1996. Em 2001 foram coletados 193 indivíduos nas dez parcelas amostradas. Destes, 135 estavam nas ilhas e 58 nas áreas de margem. Em 2011, a abundância de *G. amarali* detectada nas ilhas foi de 55 lagartos e nas margens 53, totalizando 108 indivíduos (Tabela 4.1).

Densidade de *G. amarali*

Houve diferença na densidade de *Gymnodactylus amarali* no decorrer dos anos nas ilhas do reservatório. Em 1996 a densidade média nas áreas amostradas foi de 21.33 ± 13.0 indivíduos/ha. Este número aumentou significativamente nas ilhas amostradas em 2001 (Kruskal-Wallis, $U = 7.569$, $df = 1$, $p = 0.006$), que passaram a apresentar densidade média de 108 ± 60.5 indivíduos/ha. Este aumento veio seguido de redução brusca em 2011, quando a densidade média foi de 44 ± 19.8 indivíduos/ha (Kruskal-Wallis, $U = 5.312$, $df = 1$, $p = 0.021$) (Figura 4.1 e 4.2). Diferenças na densidade entre as áreas de 1996 e as ilhas de 2011 também foram observadas ($p = 0.044$). Contudo, não houve diferença nas densidades entre as áreas de 1996 e as margens de 2001 e 2011. A comparação entre as ilhas e margens para cada ano, mostrou que as ilhas de 2001 apresentaram maior densidade (108 ± 60.5 indiv./ha) do que as margens (46.40 ± 28.6 indiv./ha) (Kruskal-Wallis; $U = 3.938$, $df = 1$, $p = 0.047$). Já em 2011, as ilhas não diferiram das margens em densidade.

1 Tabela 4.1. O uso de cupinzeiros por *Gymnodactylus amarali* na área amostrada no reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa antes do
 2 enchimento do reservatório (1996) e nas ilhas e margens para 2001 e 2011. (na = não se aplica, da = dados ausentes). A quantidade de parcelas
 3 (72 m²) por localidade, no ano de 1996, está representada dentro dos parênteses.

4

A n o	Unidade amostral	Situação	Área (ha)	<i>G. amarali</i> (n)	Densidade de <i>G. amarali</i> **	Cupinzeiros (N)	Densidade de cupinzeiros *	<i>G. amarali</i> fora do cupinzeiro (N)	<i>G. amarali</i> fora do cupinzeiro (%)	<i>G. amarali</i> por cupinzeiro	Cupinzeiros com <i>G. amarali</i> (N)	Cupinzeiros com <i>G. amarali</i> (%)
	1 (10)	antes	>1000	1	14	3	36	1	1	da	0	0
1	23 (35)	antes	>1000	1	4	0	0	1	1	da	na	na
9	34 (20)	antes	>1000	1	14	2	24	0	0	da	1	0,5
9	35 (15)	antes	>1000	3	28	4	48	0	0	da	1	0,25
6	41 (15)	antes	>1000	4	40	6	72	1	0,25	da	2	0,33
	42 (15)	antes	>1000	3	28	4	48	1	0,33	da	1	0,25
	34	ilha	6	15	60	17	68	3	0,2	-	7	0,41
	35	ilha	15	24	96	9	36	10	0,42	1,71	8	0,88
	37	ilha	2	18	72	7	28	7	0,39	1,75	4	0,57
2	38	ilha	3	53	212	11	44	13	0,25	2,75	9	0,82
0	Islet	ilha	0,5	25	100	4	16	25	1	4,45	0	na
0	1	margem	>1000	12	48	7	28	7	0,58	1,66	3	0,43
1	2	margem	>1000	20	80	10	40	11	0,55	1,29	7	0,7
	5	margem	>1000	17	68	10	40	5	0,29	1,71	7	0,7

	41	margem	>1000	6	24	10	40	1	0.17	1,75	3	0,3
	42	margem	>1000	3	12	18	72	3	1	-	0	na
	34	ilha	6	13	52	17	68	0	0	da	da	da
	35	ilha	15	18	72	14	56	5	0.28	da	da	da
	37	ilha	2	5	20	12	48	1	0.2	da	da	da
2	38	ilha	3	11	44	12	48	0	0	da	da	da
0	Islet	ilha	0,5	8	32	6	24	0	0	da	da	da
1	1	margem	>1000	18	72	8	32	0	0	da	da	da
1	2	margem	>1000	15	60	10	40	0	0	da	da	da
	3	margem	>1000	3	12	19	76	0	0	da	da	da
	4	margem	>1000	14	56	14	56	0	0	da	da	da
	5	margem	>1000	3	12	10	40	0	0	da	da	da

1 **indivíduos por ha

2 *cupinzeiros por ha

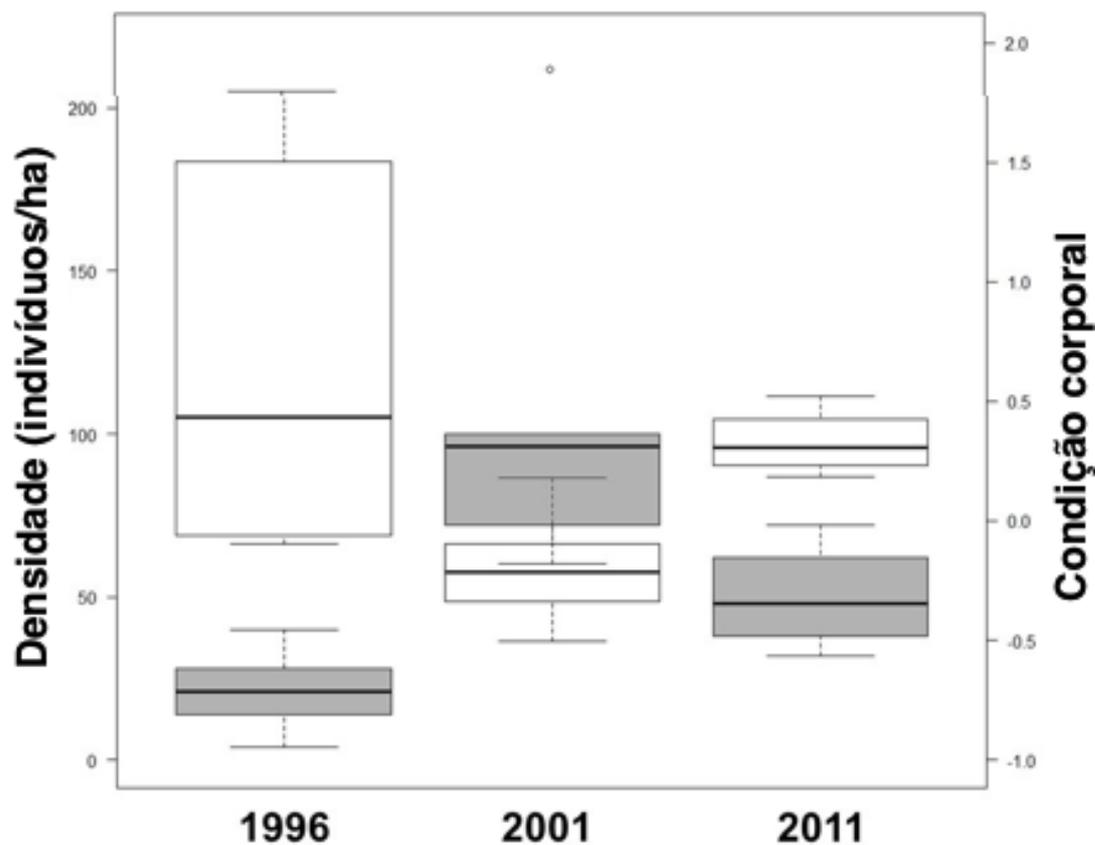


Figura 4.1. Variação ao longo dos anos na densidade média (cinza) e na condição corporal (vazado) de *Gymnodactylus amarali* amostrado no reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás.

Condição Corporal

As análises de condição corporal (Lins 2013) foram realizadas em 281 indivíduos de *Gymnodactylus amarali*, sendo 13 indivíduos em 1996, 108 nas ilhas e 57 nas margens de 2001 e 52 nas ilhas e 51 nas margens em 2011. Foi encontrada relação positiva e significativa entre massa e CRC dos lagartos, indicando que a massa aumenta com o tamanho corporal. Os resíduos *rstudent* da regressão foram utilizados como índice de condição corporal individual, sendo resíduos negativos indicando indivíduos subnutridos e positivos indivíduos bem nutridos (Tabela 4.2).

Houve diferença na condição corporal entre os anos. Os *Gymnodactylus amarali* de 1996 e 2011 apresentaram condições corporais semelhantes, que diferiram significativamente dos indivíduos de 2001 (Figura 4.1; Tabela 4.2). As médias dos resíduos

de 1996 e 2011 foram positivas em todas as áreas, indicando indivíduos saudáveis nestes anos (Figura 4.1; Tabela 4.2). Em 2001 a média dos resíduos foi negativa, indicando indivíduos subnutridos nas ilhas e margens do reservatório (Figura 4.1; Tabela 4.2). Não foram encontradas diferenças entre ilhas e margens para 2001 ou 2011 (Lins 2013).

Tabela 4.2. Médias e desvio padrão (DP) dos resíduos da regressão linear entre os valores agrupados do ln de CRC e ln da massa corporal de todas as populações de *G. amarali* (N = tamanho amostral). (Adaptada de Lins 2013).

Ano	Local	N	Média dos resíduos	DP
1996	Controle	13	0.466	0.878
2001	Ilhas	108	-0.238	1.082
2001	Margens	57	-0.331	1.057
2011	Ilhas	52	0.309	0.921
2011	Margens	51	0.438	0.536

Disponibilidade de recursos

Foram amostrados 19 cupinzeiros em 1996, 103 em 2001 (48 nas ilhas e 55 nas áreas de margem) e 122 em 2011 (61 na ilhas e 61 nas margens), com densidade média de 38 ± 24.5 cupinzeiros/ha em 1996, 38.4 ± 19.5 cupinzeiros/ha nas ilhas e 44 ± 16.5 cupinzeiros/ha nas margens em 2001 e 48.8 ± 16.1 cupinzeiros/ha nas ilhas e 48.8 ± 17.5 nas margens em 2011 (Tabela 4.1). Não foi encontrada diferença entre a densidade de cupinzeiros das ilhas e margens nos anos 2001 e 2011, e nem entre os anos, nas comparações entre as áreas de 1996 e as ilhas e margens de 2001 e 2011.

O volume médio de cupinzeiros nas ilhas em 2001 foi de 0.97 ± 0.35 m³, valor maior que o encontrado nas ilhas em 2011 (0.52 ± 0.1 m³) (Kruskal-Wallis, U = 3.756, df = 1, p = 0.05). As margens de 2001 também apresentaram volume médio (1.13 ± 0.24 m³) maior quando comparadas às margens de 2011 (0.43 ± 0.25 m³) (Kruskal-Wallis, U = 6.000, df = 1, p = 0.014). Não houve diferença entre ilhas e margens para cada ano (p > 0.05) (Tabela 4.1).

Quanto ao uso dos cupinzeiros, a proporção de lagartos fora de cupinzeiros nas ilhas em 2001 (45%) foi maior do que nas ilhas em 2011 (9%) (Mann–Whitney $U_{(10,1)}$, $z = -2.121$, $p = 0.020$). Na comparação entre as áreas de 1996 e as ilhas de 2011, apesar da grande diferença nas proporções, com 43% dos lagartos fora dos cupinzeiros em 1996 e apenas 9% em 2011, não encontrei diferenças (Mann–Whitney $U_{(11,1)}$, $z = -0.463$, $p = 0.346$). Também não foi encontrada diferença na proporção de lagartos fora dos cupinzeiros entre as áreas de 1996 e as ilhas de 2001 (Mann-Whitney, $p > 0.5$). Na comparação entre margens de 2001, 2011 e entre as áreas de 1996, a proporção em 2011 (0%) foi menor que nas áreas em 1996 (43%, Mann–Whitney $U_{(11,1)}$, $z = -2.121$, $p = 0.045$), e que as margens em 2001 (52%, Mann–Whitney $U_{(11,1)}$, $z = -0.463$, $p = 0.004$). Não houve diferenças entre 1996 e margens de 2001 (Mann-Whitney, $p > 0.5$). Também não houve diferença entre as ilhas e margens de 2001 ou de 2011 (Mann-Whitney, $p > 0.5$) (Tabela 4.1).

Quanto à ocupação de cupinzeiros, cerca de 27% dos cupinzeiros continham *Gymnodactylus amarali* em 1996. Nas ilhas e margens de 2001, grande parte dos cupinzeiros estava ocupado (67% e 53%, respectivamente), mas a despeito do adensamento na época, havia cupinzeiros sem lagartos (Tabela 4.1). Apesar da proporção de cupinzeiros ocupados por lagartos não ter sido diferente entre ilhas e margens em 2001, o número de lagartos por cupinzeiro foi maior nas ilhas ($U_{(1,8)} = 15.5$, $p = 0.03$).

Para 2001, o número de lagartos encontrados dentro dos cupinzeiros nas ilhas e margens foi relacionado com o volume do cupinzeiro (ilhas: $F_{(1,40)} = 4.63$, $r^2 = 0.11$, $p = 0.038$, margens: $F_{(1,37)} = 12.21$, $r^2 = 0.26$, $p = 0.001$, Figura 4.2), mas os coeficientes de regressão foram baixos.

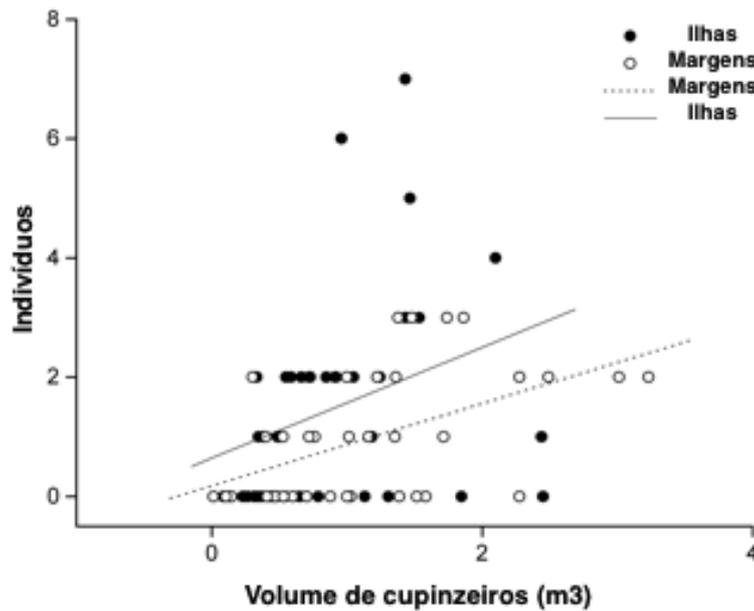


Figura 4.2. Regressão linear entre volume de cupinzeiros e o número de indivíduos de *Gymnodactylus amarali* por cupinzeiro, em 2001, nas ilhas e margens do reservatório da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Goiás.

4.4 DISCUSSÃO

Houve expressiva flutuação na densidade de *Gymnodactylus amarali* no decorrer dos anos nas ilhas do reservatório (Figura 4.1). Em 1996, antes da formação do reservatório, a densidade média foi estimada em 21.33 ± 13.0 indivíduos por hectare. Em 2001, três anos após o prazo previsto para o fim do enchimento, a densidade do lagarto nas ilhas do reservatório praticamente quintuplicou (108 ± 60.5 indivíduos/ha), sendo seguida de grande redução em 2011 (44 ± 19.8 indivíduos/ha) (Figura 4.1). Já as margens não apresentaram diferenças significativas nas densidades do lagarto entre os anos (2001 e 2011), provavelmente por representar uma área contínua onde a abundância de lagartos se dilui através do deslocamento para outras áreas, o que não pode ocorrer nas ilhas. Este grande aumento na densidade das ilhas em 2001, seguido de queda brusca nos anos seguintes corrobora nossa hipótese (#1) e é forte indicativo de adensamento causado pelo deslocamento de indivíduos fugindo do alagamento, e ainda detectável mesmo 3 anos após a completa formação das ilhas. Mesmo assim, este tipo de adensamento tem caráter temporário, uma vez que a área ocupada é menor e tem menos recursos do que a área original e, portanto, não suporta este aumento repentino da densidade. Assim, com passar do

tempo, a competição intraespecífica aparentemente atuou em direção ao equilíbrio entre o número de indivíduos e a quantidade de recursos disponíveis, explicando a queda na densidade em 2011.

Atualmente existem poucos estudos com adensamento de indivíduos em áreas recém-isoladas, sendo este o primeiro com lagartos no Cerrado. A Teoria de Biogeografia de Ilhas (TBI, MacArthur & Wilson, 1967) postula que a riqueza em ilhas é determinada pela área e grau de isolamento. Mas quando avali-se efeitos de adensamento, pode haver alterações imediatas na riqueza em decorrência do deslocamento de indivíduos das áreas afetadas, independente da área ou grau de isolamento (Schmiegelow *et al.* 1997, Bowman *et al.* 2002, MacReadie *et al.* 2010). Então, com o passar do tempo, as pressões competitivas passam a atuar, regulando a riqueza e abundância de acordo com a nova estrutura do hábitat, como prevê a TBI. Estudo com taxocenoses de crustáceos (*Naxia aries*) e peixes (*Stigmatopora argus*) no sudeste da Austrália mostrou adensamento nos fragmentos logo depois da perda de hábitat, contudo, o efeito de adensamento durou menos de um dia, e a comunidade logo apresentou declínio na densidade (MacReadie *et al.* 2010). Da mesma forma, aves em florestas do Canadá apresentaram aumento na abundância em remanescentes imediatamente após a fragmentação, seguido de declínio significativo dois anos depois (Schmiegelow *et al.* 1997).

Os resultados são ainda mais interessantes quando relacionados com a condição corporal nos mesmos períodos. Em 1996, os *Gymnodactylus amarali* das áreas amostradas apresentavam condição corporal positiva (resíduos positivos na regressão) (Figura 4.1; Tabela 4.2). Essa condição reduziu acentuadamente em 2001, com lagartos subnutridos (resíduos negativos) justamente na época em que a densidade nas ilhas foi maior (Figura 4.1; Tabela 4.2). Isso indica que o adensamento pode ter causado estresse nestes indivíduos nas ilhas, através da competição intraespecífica, gerando a expressiva queda na condição corporal.

Durante formação de ilhas continentais, como este de Serra da Mesa, há redução brusca na área. Contudo, o *pool* de espécies permanece o mesmo logo após o isolamento, e ainda há o deslocamento de outros indivíduos para aquela área fugindo do alagamento, o que pode representar a entrada de novas espécies nas ilhas, vindas dos vales alagados. Assim, a pressão competitiva pelos recursos daquele ambiente, como abrigo e alimento, aumentam, levando aos indivíduos ali presentes ao estado de estresse e, conseqüentemente, redução na condição corporal. Esta hipótese é reforçada pela melhora na condição corporal em 2011 (Figura 4.1; Tabela 4.2), período em que a densidade e riqueza era menor (Santoro 2012).

Sendo assim, a hipótese #2 do nosso trabalho também não pode ser rejeitada. Contudo, é importante ressaltar que o estado de estresse, que afeta a condição corporal, pode ser desencadeado por outros fatores que não apenas o adensamento, o que explicaria a redução no *fitness* também nas margens do reservatório em 2001, mesmo não sendo detectado adensamento ou baixa disponibilidade de recursos nestas áreas. Qualquer mudança em características bióticas ou abióticas na estrutura da comunidade pode aumentar os níveis de estresse das populações residentes (Battles *et al.* 2013), e os impactos ambientais criados pela Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa afetam área muito maior que apenas sua margem imediata.

A partição de recursos entre as espécies, a qualidade do hábitat e a disponibilidade de recursos são os principais fatores que regulam a densidade de populações em larga escala (Begon & Mortimer 1986, Wright *et al.* 1993, Buckley & Jetz 2007), enquanto fatores ecológicos, como competição e predação são fatores importantes na escala local (Schoener 1983), especialmente em ilhas (Buckley & Jetz 2007). A estrutura do hábitat e a disponibilidade de recursos tem sido usada para prever a densidade de lagartos em grandes ilhas (Harris *et al.* 2004, Díaz *et al.* 2005). Nas ilhas de Serra da Mesa, o aumento na densidade de *Gymnodactylus amarali* em 2001, possivelmente afetou a intensidade das interações ecológicas e utilização de recursos (Debinski & Holt 2000, Ewers & Didham 2006). O possível aumento na competição intraespecífica gerado por este adensamento pode ter afetado a utilização individual de recursos, afetando também a condição corporal da população.

Durante o enchimento do reservatório, ocorreu grande aumento na abundância de predadores oportunistas, como aves, e eventos de predação foram frequentemente observados, levando à extinção ou ao declínio nas ilhas de lagartos grandes e mais evidentes para predadores visualmente orientados, como Teídeos (*Ameiva ameiva*, *Ameivula ocellifera*) e Tropidurídeos (*Tropidurus* cf. *montanus*, *T. oreadicus*) (Brandão 2002). Este fenômeno destaca a importância de predadores no controle do adensamento de espécies propensas à predação, moldando as comunidades de presas em fragmentos. Contudo, dado que *Gymnodactylus amarali* apresenta menor sobreposição na dieta e no uso de microhábitat com outras espécies de lagartos do Cerrado (Mesquita *et al.* 2006, Costa *et al.* 2008, Werneck *et al.* 2009), a extinção ou o declínio de lagartos grandes nas ilhas pode ter tido pouco efeito na densidade desta espécie.

Gymnodactylus amarali é especialista em cupinzeiros (Colli *et al.* 2003), utilizando-os como abrigo e fonte de alimento, uma vez que sua dieta é 80% composta por cupins

(Colli *et al.* 2003). Assim, é esperado que tanto o adensamento, quanto a condição corporal, tivessem alguma relação com a utilização de cupinzeiros das áreas. A densidade de cupinzeiros não se alterou no decorrer dos anos e nem entre ilhas e margens. Isto não é surpresa, uma vez que cupinzeiros podem se manter por longos períodos (Oliveira-Filho 1992). Contudo, o número de lagartos por cupinzeiro foi maior nas ilhas que nas margens em 2001, exatamente no período de maior densidade de *Gymnodactylus amarali* nas ilhas. Os resultados mostraram que existe relação positiva entre o volume dos cupinzeiros e o número de lagartos presentes. Isto mostra relação direta do adensamento com a utilização de recursos. Áreas de maior densidade, mais lagartos utilizaram os cupinzeiros, sugerindo maior competição intraespecífica pelo uso dos cupinzeiros. Essa sugestão é corroborada pelo fato que a proporção de lagartos usando microhábitats de qualidade inferior (p.ex. troncos caídos) foi maior em 2001 que nos outros anos.

Mesmo o volume de cupinzeiros sendo maior nas ilhas e margens do reservatório em 2001 quando comparado com 2011 a proporção de lagartos fora dos cupinzeiros nas ilhas e nas margens foi maior em 2001 que em 2011, indicação que, apesar do maior volume de recursos, algum fator está atuando na seleção dos cupinzeiros por lagartos como volume mínimo (nenhum lagarto estava presente em cupinzeiros menores que 0,3 m³) ou a presença de invertebrados predadores no interior dos cupinzeiros (Vitt *et al.* 2005). Assim, mesmo com cupinzeiros não ocupados, há adensamento de lagartos nos cupinzeiros acessíveis e já ocupados, fazendo com que eles atinjam sua capacidade suporte, incrementando a competição intraespecífica. Desta forma, alguns lagartos são obrigados a procurar outros microhábitats. Outra possibilidade seria que *Gymnodactylus amarali* poderia apenas estar transitando fora dos cupinzeiros, e não necessariamente utilizando estes microhábitats, uma vez que foram capturados logo que encontrados. Contudo, esta hipótese é menos provável, uma vez que *G. amarali* é forrageador do tipo senta-espera, com forte fidelidade ao microhábitat e com baixa movimentação (Vitt 1995, Colli *et al.* 2003).

O presente estudo relaciona processos ecológicos do adensamento, mostrando que processos de insularização apresentam efeitos imediatos e temporários na estrutura das comunidades. Isto demanda cautela em estudos em áreas insulares, uma vez que os efeitos observados podem não ter caráter permanente, dependendo do período de isolamento e das espécies em questão.

4.5 CONCLUSÃO

Baseado nos padrões de uso de recursos e abundância para 2001, quando comparado com 1996 e 2011, sugiro que as ilhas de Serra da Mesa ainda estavam sob os efeitos do adensamento em 2001, cinco anos após o início do enchimento. Embora o adensamento seja frequentemente temporário, foi suficiente para afetar as populações de *Gymnodactylus amarali* isoladas, com impactos claros na condição corporal da espécie e na sua utilização de recursos. Além de apontar efeitos imediatos nas densidades das populações, estudos como estes são também importantes ferramentas na avaliação das consequências ecológicas deste fenômeno. Infelizmente, ainda existem poucos estudos que apontam tais impactos quantitativos e qualitativos sobre as populações isoladas.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudos em ilhas têm trazido importantes contribuições para a compreensão de fenômenos que afetam ecossistemas fragmentados, representando grande avanço no conhecimento de processos ecológicos e evolutivos de comunidades isoladas. Tal abordagem é de extrema relevância considerando o rápido processo de fragmentação das paisagens naturais e o isolamento dos remanescentes, incluindo áreas protegidas, como unidades de conservação. A perda de espécies detectada mostrou que a insularização gera impactos profundos na biodiversidade, como a extinção local de diversas espécies, a queda na condição corporal, o aumento da assimetria flutuante e mudanças morfológicas causadas por mudanças nos ecossistemas. Desta forma, a avaliação a longo-prazo sobre os aspectos ecológicos das populações de *Gymnodactylus amarali* nas ilhas desde a formação do reservatório, ajudaram a compreender alguns mecanismos que atuam sobre populações remanescentes após eventos de insularização.

O aumento da densidade é fenômeno esperado em áreas recentemente fragmentadas e que esse fenômeno tem efeito negativo na condição corporal dos indivíduos. Isto ocorre porque o adensamento leva ao aumento na utilização dos recursos, como abrigo e alimento e, conseqüentemente, aumenta a intensidade da competição intraespecífica. O estresse causado teve impacto direto na condição corporal dos indivíduos de *G. amarali* e poderá comprometer sua sobrevivência e sucesso reprodutivo. Com o passar do tempo, a abundância se ajusta à quantidade de recursos disponíveis, reduzindo a competição e, possivelmente, os níveis de estresse. Nas ilhas do reservatório da UHE de Serra da Mesa, o aumento na densidade cinco anos após o início do enchimento do reservatório, seguido de queda observada 10 anos depois, e lagartos subnutridos nos períodos de maior densidade e saudáveis no período de menor densidade, ilustra bem a relação entre estes dois fatores.

A redução da riqueza nas ilhas e da densidade de *Gymnodactylus amarali* em 2011 podem ter determinado o processo de liberação ecológica detectado neste mesmo ano. A liberação ecológica é um fenômeno comum em situações onde, por algum motivo, há maior disponibilidade de recursos no ambiente, geralmente desencadeada por redução no número de competidores. Nas ilhas, este fenômeno pode ser observado através do aumento da amplitude de nicho de *G. amarali*, que adicionou presas maiores à sua dieta, e através das adaptações morfológicas, com lagartos apresentando cabeças desproporcionalmente maiores nas ilhas, permitindo o consumo destes novos itens adicionados à dieta.

Este é o primeiro estudo com lagartos no Cerrado que acompanha diversos processos ecológicos responsáveis pela estruturação de populações isoladas ao longo do tempo. Espécies em ambientes isolados podem apresentar adaptações direcionais moldadas por circunstâncias particulares. É interessante observar como todos estes processos, que normalmente são avaliados de forma independente, estão interligados. Além da relevância do assunto para a teoria ecológica, a compreensão destes fenômenos é importante para o planejamento de ações de conservação em cenário altamente ameaçado e que sofre constantes processos de fragmentação por atividades antrópicas como o Cerrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amo, L; López, P; Martín, J. 2006. Tourism as a form of predation risk affects body condition and health state of *Podarcis muralis* lizards. *Biological Conservation* 131:402–409.
- Balanço Energético Nacional. 2012. Ministério de Minas e Energia – ano base 2011.
- Battisti, C. 2003. Hábitat fragmentation, fauna and ecological network planning: toward a theoretical conceptual framework. *Italian Journal of Zoology* 70: 241–247.
- Battles, A. C; Whittle, T. K; Stehle, C. M; Johnson, M. A. 2013. Effects of human land use on prey availability and body condition in the green anole lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetological Conservation and Biology* 8:16–26.
- Begon, M. Mortimer, M. 1986. *Population Ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Begon, M., Townsed, C. R; Harper, J. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, 4ª Ed. 759p.
- Bierregaard, R. O; Lovejoy T. E; Kapos, V; Santos, A. A; Hutchings, R. W. 1992. The biological dynamics of tropical forest fragments. A prospective comparison of fragments and continuous forest. *BioScience* 42:859–866.
- Bolnick, D. I; Ingram, T; Stutz, W. E; Snowberg, L. K; Lau, O. L; Paull, J. S. 2010. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society B* 277:1789–1797.
- Bolnick, D. I; Amarasekare P; Araújo, M. S; Burger, R; Levine, J. M; Novak, M; Rudolf, V. H. W; Schreiber, S. J; Urban, M. C; Vasseur, D. A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* April 26:183–192.
- Bolnick, D. I; Svanback, R; Fordyce, J.A; Yang, L.H; Davis, J.M; Hulsey, C.D; Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialisation. *The American Naturalist*, 161:1–28.
- Bolnick, D. I; Svanback, R; Araujo, M. S; Persson, L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.* 104:10075–10079.
- Bowman, J; Cappuccino, N; Fahrig, L. 2002. Patch size and population density, the effect of immigration behavior. *Conservation Ecology* 6:1–8.
- Branch, L. C; Clark, A. M; Moler, P. E; Bowen, B. W. 2003. Fragmented landscapes, hábitat specificity, and conservation genetics of three lizards in Florida scrub. *Conservation Genetics* 4:199–212.

- Brandão, R. A. 2002. Monitoramento das Populações de Lagartos no Aproveitamento Hidroelétrico de Serra da Mesa, Minaçu, GO. 170f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília – DF.
- Brandão, R. A; Araújo, A. F. B. 2008. Changes in anuran species richness and abundance resulting from hydroelectric dam flooding in Central Brazil. *Biotropica* 40: 263–266.
- Brandão, R. A; Péres Jr., A. K. 2001. Levantamento da herpetofauna na áreas de influência do Aproveitamento Hidroelétrico de UHE Luís Eduardo Magalhães (Palmas, TO). *Humanitas* 3:35–50.
- Brooks, T; Fonseca, G. A. B; Rodrigues, A. S. L. 2004. Species, data, and conservation planning. *Conservation Biology* 18:1682–1688.
- Brown, J. H; Kodric–Brown, A. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* 58:445–449.
- Buckley, L. B; Jetz, W. 2007. Insularity and the determinants of lizard population Density. *Ecology Letters* 10:481–489.
- Buckley, L. B; Roughgarden, J. 2006. A hump–shaped density–area relationship for island lizards. *Oikos* 113:242–250.
- Burkey, T. V. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55:75–81.
- Calsbeek, R; Buermann, W; Smith, T. B. 2009. Parallel shifts in ecology and natural selection in an island lizard. *Evolutionary Biology* 9:1–12.
- Case, T. J. 1975. Species numbers, density compensation, and colonizing ability of lizards on islands in the Gulf of California. *Ecology* 56: 3–18.
- Case, T. J; Bolger, D. T. 1991. The role of introduced species in shaping the distribution and abundance of island reptiles. *Evolutionary Ecology* 5:272–290.
- Castaldi, D; Chastain, E; Windram, M; Ziatyk, L. 2003. A Study of Hydroelectric Power: From a Global Perspective to a Local Application. Center for Advanced Undergraduate Studies and Experience From Industrial Revolution to Industrial Ecology: Energy and Society. College of Earth and Mineral Sciences, The Pennsylvania State University. 29p.
- Cicchi, P. J. P; Serafim, H; Sena, M. A; Centeno, F. C; Jim, J. 2009. Herpetofauna em uma área de Floresta Atlântica na Ilha Anchieta, município de Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9:201–212.
- Cohen, J. E; Pimm, S. L; Yodzis, P; Saldana, J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62:67–78.

- Colli, G. R.; Bastos, R. P.; Araujo, A. F. B. The Character and Dynamics of the Cerrado Herpetofauna. *In*: Oliveira, P. S.; Marquis, R. J. 2002. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. New York: Columbia University Press. 2002. 398p.
- Colli, G. R., D. O. Mesquita, P. V. V. Rodrigues, and K. Kitayama. 2003a. Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a Neotropical savanna. *Journal of Herpetology* 37:694–706.
- Colli, G. R.; Costa, G. C.; Garda, A. A.; Kopp, K. A.; Mesquita, D. O.; Péres, A. K.; Jr, Valdujo, P. H.; Vieira, G. H. C.; Wiederhecker, H. C. 2003b. A critically endangered new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from a Cerrado enclave in southwestern Amazonia, Brazil. *Herpetologica*, 59, 76–88.
- Colli, G. R.; Nogueira, C. C.; Pantoja, D. L.; Ledo, R. M. D.; Costa, B. M.; Brandão, R. A. Herpetofauna da Reserva Ecológica do IBGE e seu entorno. *In*: Ribeiro, M. L. 2011. Reserva Ecológica do IBG: biodiversidade terrestre, vol. 1. IBGE, Rio de Janeiro. 263p.
- Colligne, S. K. 1996. Ecological consequences of hábitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36:59–77.
- Cosson, J.F.; Ringuet, S.; Claessens, O.; Massary, J. C.; Dalecky, A.; Villiers, J. F.; Granjon, L.; Pons, J.M. 1999. Ecological changes in recent land–bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biological Conservation* 91:213–222.
- Costa, G. C.; Colli, G. R.; Constantino, R. 2008. Can lizard richness be driven by termite diversity? Insights from the Brazilian Cerrado. *Canadian Journal of Zoology* 86:1–9.
- Costa, G. C.; Mesquita, D. O.; Colli, G. R.; Vitt, L. J. 2008. Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *The American Naturalist* 172:868–877.
- Costa, G. C.; Vitt, L. J.; Pianka, E. C.; Mesquita, D. O.; Colli, G. R. 2008. Optimal foraging constrains macroecological patterns: Body size and niche breadth in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 17:670–677.
- Cushman, S. A. 2006. Effects of hábitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation* 128:231–240.
- Dal Vechio, F.; Recorder, R.; Rodrigues, M. T.; Zaher, H. 2013. The herpetofauna of the Estação Ecológica de Uruçuí-Una, State of Piauí, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 53: 225–243.
- Darveau, M.; Beauchesne, P.; Belanger, L.; Huot, J.; Larue, P. 1995. Riparian forest strips as hábitat for breeding birds in the boreal forest. *Journal of Wildlife Management* 59:67–78.
- Debinski, D. M.; Holt, R. D. 2000. A survey and overview of hábitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342–355.

- Des Roches, S; Robertson, J. M; Harmon, L. J; Rosenblum, E. B. 2011. Ecological release in White Sands lizards. *Ecology and Evolution* 1:571–578.
- Diamond, J. M. 1972. Biogeographic Kinetics: Estimation of Relaxation Times for Avifaunas of Southwest Pacific Islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 69:3199–3203.
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern Biogeographic studies for the design of Natural Reserves. *Biological Conservation* 7:129–146.
- Diamond, J. M; Terborgh, J; Whitcomb, R. F; Lynch, J. F; Opler, P.A; Robbins, C. S; Simberloff, D. S; Abele, L. G. 1976. Island Biogeography and Conservation: Strategy and Limitations. *Science* 193:1027–1032.
- Diamond, J. M. 2001. Dammed Experiments! *Science* 294:1847–1848.
- Díaz, P. M; Heinz, H; Parmerlee Jr., J. S; Powell, R. 2005. Population densities and structural habitats of *Anolis* lizards on St. Eustatius, Netherlands Antilles. *Caribbean Journal of Science* 41:296–306.
- Domingos, D. J. 1983. O ninho de *Armitermeseuamignathus* (Isoptera, Termitidae). Características gerais, crescimento e associações. *Ciência e Cultura* 35:783–789.
- Drake, D. R; Mulder, C. P. H; Towns, D. R; Daugherty, C. H. 2002. The biology of insularity: an introduction. *Journal of Biogeography* 29:563–569.
- Embrapa. 2000. Centro Nacional de Pesquisas de Recursos Genéticos e Biotecnologia, Área de exploração botânica e coleta de germoplasma. Resgate de germoplasma e levantamento florístico no reservatório e na área de influência do UHE Serra da Mesa: relatório final.
- Ewers, R. M; Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species response to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117–142.
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling* 105:273–292.
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487–515.
- Felfili, M. C.; Felfili, J. M. 2001. Diversidade Alfa e Beta no Cerrado *sensu stricto* da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta Botânica Brasileira*, 15:243–254.
- Fenchel, T. 1975. Character displacement and coexistence in mud snails. *Oecologia* 20:19–32.
- Ferrarezzi, H; Barbo, F. E; Albuquerque, C. E. 2005. Phylogenetic relationships of a new species of *Apostolepis* from Brazilian Cerrado with notes on the *assimilis* group

- (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae: Elapomorphini). *Papéis Avulsos de Zoologia* 45:215–229.
- Ferreira, M. E; Ferreira, L. G; Ferreira, N. C; Rocha, G. F; Nemayer, M. 2007. Desmatamentos no bioma Cerrado: uma análise temporal (2001–2005) com base nos dados MODIS – MOD13Q1. *Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*, INPE. Florianópolis – SC: 3877–3883.
- Ferreira, L. G; Ferreira, M. E; Rocha, G. F; Nemayer, M; Ferreira, N. C. 2009. Dinâmica agrícola e desmatamentos em áreas de Cerrado: uma análise a partir de dados censitários e imagens de resolução moderada. *Revista Brasileira de Cartografia* 61:117–127.
- Fischer, J; Lindenmayer, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280.
- Foufopoulos, J; Ives, A. R. 1999. Reptile Extinctions on Land–Bridge Islands: Life–History Attributes and Vulnerability to Extinction. *The American Naturalist* 153:1–25.
- Françoso, R. D; Brandão, R; Nogueira, C. C. Salmona, Y B; Machado, R. B; Colli, G. R. 2015. Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Natureza & Conservação* 18:1–6. Article in Press
- Furley, P. A; Ratter, J. A. 1998. Soil Resources and Plant Communities of the Central Brazilian Cerrado and Their Development. *Journal of Biogeography* 15:97–108.
- Furnas. 2015. Sistema Furnas de geração e transmissão – parque gerador – usina hidrelétrica de Serra da Mesa. Disponível em: http://www.furnas.com.br/hotsites/sistemafurnas/usina_hidr_serramesa.asp, acessado em 13/06/2015.
- Glor, R. E; Flecker, A. S; Benard, M. F; Power, A. G. 2001. Lizard diversity and agricultural disturbance in a Caribbean forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 10:711–723.
- Green, A. 2001. Mass/length residuals: Measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82:1473–1483.
- Gromko, M. H; Mason, F. S; Smith-Gill, S. J. 1973. Analysis of the crowding effect in *Rana pipiens* tadpoles. *Journal of Experimental Zoology* 186:63–71.
- Groom, M. J; Meffe, G. K; Carroll, C. R. 2006. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Guimarães, A. E; Gentile, C; Alencar, J; Lopes, C. M; Mello, R. P. 2004. Ecology of Anopheline (Diptera, Culicidae), malaria vectors around the Serra da Mesa Reservoir, State of Goiás, Brazil. *Cadernos de Saúde Pública* 20:291–302.

- Gurgel, H. C; Ferreira, N. J; Luiz, A. J. B. 2003. Estudo da variabilidade do NDVI sobre o Brasil, utilizando-se a análise de agrupamentos. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 7:85–90.
- Hagan, J. M; Haegen W. M. V; McKinley P. S. 1996. The early development of forest fragmentation effects on birds. *Conservation Biology* 10:188–202.
- Hammer, O; Harper, D. A. T; Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9pp.
- Harris, B. R; Yorks, D. T; Bohnert, C. A; Parmerlee Jr., J. S; Powell, R. 2004. Population densities and structural habitats in lowland populations of *Anolis* lizards on Grenada. *Caribbean Journal of Science* 40:31–40.
- Hass, A. Efeitos da criação do reservatório da UHE Serra da Mesa (Goiás) sobre a comunidade de aves. 2002. 156f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas–SP.
- Herrel, A; Van Damme, R; Vanhooydonck, B; De Vree, F. 2001. The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology* 79: 662–670.
- Huey, R. B; Pianka, E. R; Egan, M. E; Coons, L. W. 1974. Ecological shifts in sympatry: Kalahari fossorial lizards (*Typhlosaurus*). *Ecology* 55:304–316.
- IBM Corp. Released 2012. IBM SPSS Statistics for Macintosh, Version 21.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Jakob, E. M; Marshal, S. D; Uetz, G.W. 1996. Estimating fitness: A comparison of body condition indices. *Oikos* 77:61–67.
- Klink, C. A; Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19:707–713.
- Kocher T.D. 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics* 5:288–298.
- Kremen, C; Williams, N. M; Aizen, M. A; Gemmill–Herren, B; Lebuhn, G; Minckley, R; Packer, L; Potts, S. G; Roulston, T; Steffan–Dewenter, I; Vázquez, P; Winfree, R; Adams, L; Crone, E. E; Greenleaf, S. S; Keitt, T. H; Klein, A. M; Regetz, J; Ricketts, T. H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land–use change. *Ecology Letters* 10:299–314.
- Leary, R. F; Allendorf, F. W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:214–217.
- Leck, C. F. 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. *The Auk* 96:343–352.

- Lima, J. E. F. W; Silva, E. M. 2008. Análise da Situação dos Recursos Hídricos do Cerrado com Base na Importância Econômica e Sócio–Ambiental de suas Águas. II Simpósio Internacional de Savanas Tropicais e IX Simpósio Nacional Cerrado – desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais.
- Lins, A. C. R. 2013. Condição Corporal e Assimetria Flutuante de Lagartos em Áreas de Cerrado Contínuas e Fragmentadas na UHE Serra da Mesa, Minaçu, GO. 106p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília – DF.
- Lomolino, M. V. 1985. Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *The American Naturalist* 125:310–316.
- Lomolino, M. V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32:1683–1699.
- Losos, J.B. 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Systematic Biology* 41:403–420.
- Losos, J. B. 1997. Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 459–483.
- Losos, J. B. 2001. Evolution: a lizard's tale. *Scientific American*:64–69.
- Losos, J. B. 2007. Detective Work in the West Indies: Integrating Historical and Experimental Approaches to Study Island Lizard Evolution. *BioScience* 57: 585–597.
- Losos, J.B. 2009. *Lizards in an evolutionary tree*. University of California Press, Berkeley CA.
- Losos, J.B., D. J. Irschick, and T. W. Schoener. 1994. Adaptation and constraint in the evolution of specialization of Bahamian *Anolis* lizards. *Evolution* 48:1786–1798.
- Losos, J. B; De Queiroz, K. 1997. Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 459–483.
- Lynam, A. J. 1997. Rapid decline of small mammal diversity in Monsoon evergreen forest fragments in Thailand. *In*: Laurence, W. F; Bierregaard Jr. R. O. (ed.). *Tropical Forest Remnants – Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 222–240.
- MacArthur, R. H; Diamond, J. M; Karr, J. R. 1972. Density compensation on island faunas. *Ecology* 53:330–342.
- MacArthur, R. H; Wilson, E. O. 1963. *An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography*. *Evolution* 17:373–387.
- MacArthur, R.H; Wilson, E.O. 1967 (reprinted 2001). *The Theory Of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 224p.

- Machado, R. B; Ramos Neto, M. B; Pereira, P.G.P; Caldas, E.F; Gonçalves, D.A; Santos, N.S; Tabor, K; Steininger, M. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Relatório técnico não publicado. Conservação Internacional, Brasília, DF.
- MacReadie, P. I; Connolly, R. M; Keough, M. J; Jenkins, G. P; Hindell, J. S. 2010. Short-term differences in animal assemblages in patches formed by loss and growth of habitat. *Austral Ecology* 35: 515–521.
- Machado, R. B; Aguiar, L. M. S; Castro, A. A. J. F; Nogueira, C; Ramos Neto, M. B. 2008. Caracterização da fauna e flora do Cerrado. In *Savanas – desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais*. (G.P. Faleiro & A.L.F. Farias Neto, eds.). Embrapa Cerrados, Brasília, p. 285–302.
- Massot, M; Clobert, J; Lecomte J; Barbault, R. 1994. Incumbent advantage in common lizards and their colonizing ability. *Journal of Animal Ecology* 63:431–440.
- Matteucci, M. B. A; Guimarães, N. N. R; Filho, D. T; Santos, C. A. 1995. Flora do Cerrado e suas Formas de Aproveitamento. In *Anais das Escolas de Agronomia e Veterinária*. UFG, Goiânia – GO 25:13–30.
- Meiri, S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16:702–708.
- Mendonça, R. C; Felfili, J. M; Walter, B. M. T; Silva Júnior, M. C; Rezende, A. V; Filgueiras, T. S; Nogueira, P. E. Flora Vascular do Cerrado. In: Sano, S. M. E; Almeida, S. P. 2007. *Cerrado: ecologia e flora*. EMBRAPA Cerrados, Planaltina, DF. p. 29–47.
- Mesquita, D. O; Colli, G. R; Vitt, L. J. 2007. Ecological release in lizard assemblages of neotropical savannas. *Oecologia* 153:185–195.
- Mittermeier, R. A; Fonseca, G. A. B; Rylands, A B; Brandon, K. 2005. Uma breve história da conservação da biodiversidade no Brasil. *Megadiversidade* 1:14–21.
- MMA/IBAMA. Ministério do Meio Ambiente e Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Monitoramento do Bioma Cerrado 2009–2010. Brasília: MMA/IBAMA, 2011. 65p.
- MMA. Ministério do Meio Ambiente. O bioma Cerrado. 2015. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/biomas/cerrado>, 02/06/2015.
- Moenting, A. E; Morris, D. W. 2006. Disturbance and habitat use: is edge more important than area? *Oikos*, 115:23–32.
- Moura-Leite, J. C.; Bérnils, R.; Morato, S. A. 1993. Método para caracterização da herpetofauna em estudos ambientais. In: MAIA– Manual para avaliação de impactos ambientais. Programa de Impactos Ambientais de Barragens– PIAB, 2a ed, p. 1–5.
- Myers, N. 2003. Biodiversity Hotspots Revisited. *BioScience* 53:916–917.

- Myers, N; Mittermeier, R.A; Mittermeier, C. G; Fonseca, G. A. B; Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Newmark, W. D. 1987. A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in western North American parks. *Nature* 325: 430–432.
- Nogueira, C. 2001. New records of squamate reptiles in Central Brazilian Cerrado II: Brasília region. *Herpetological Review* 32:285–287.
- Nogueira, C. 2006. Diversidade e padrões de distribuição da fauna de lagartos do Cerrado. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nogueira, C; Rodrigues, M. T. 2006. The genus *Stenocercus* (Squamata: Tropiduridae) in Extra–Amazonian Brazil, with the description of two new species. *South American Journal of Herpetology* 1:149–165.
- Nogueira, C; Colli, G. R; Costa G. C; Machado R. B. 2010. Diversidade de répteis Squamata e evolução do conhecimento faunístico no Cerrado. *In* Cerrado: conhecimento científico quantitativo como subsídio para ações de conservação. (I.R. Diniz, J. Marinho–Filho, R.B. Machado & R.B. Cavalcanti, ed.). Editora UnB, Brasília, p.333–375.
- Nogueira, C; Ribeiro, S; Costa, G. C; Colli, G. R. 2011a. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles . *Journal of Biogeography* 38:1907–1922.
- Nogueira, C. C; Ferreira, M. N; Recoder, R. S; Carmignotto, A. P; Valdujo, P. H; Lima, F. C. T; Gregorin, R; Silveira, L. F; Rodrigues, M. T. 2011b. Vertebrados da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins: faunística, biodiversidade e conservação no Cerrado brasileiro. *Biota Neotropica* 11:329–338.
- Nogueira, C; Ribeiro, S; Costa, G. C; Colli, G. R. 2011. Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography* 38:1907–1922.
- Nomiyama, D. H; Marcon, G; Reis, L. F; Neto, P. B. 2000. Agricultura Sustentável – Ministério do Meio Ambiente (MMA). Brasília – DF: Editora Ibama, 190p.
- Noss, R. F. 1981. The birds of Sugarcreek, on Ohio nature reserve. *Ohio Journal of Science* 81:29–40.
- Novosolov, M; Raia, P; Meiri, S. 2013. The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22:184–191.
- Oliveira, F. S. 2006 – Diagnóstico dos fragmentos florestais e das áreas de preservação permanente no entorno do Parque Nacional do Caparaó, no Estado de Minas Gerais. Dissertação de mestrado apresentada à Universidade Federal de Viçosa no Programa de Pós–Graduação em Engenharia Florestal.

- Oliveira-Filho, A. T. 1992. Floodplain “murundus” of Central Brazil: Evidence for the termite-origin hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 8:1–19.
- Pavan, D. 2007. Assembléias de répteis e anfíbios do Cerrado ao longo da bacia do rio Tocantins e o impacto do aproveitamento hidrelétrico da região na sua conservação . 422f. Tese (Doutorado em Ciências – Zoologia) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo – SP.
- Palmer, A. R; Strobeck, C. 2003. Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited. *In: POLAK, M. Developmental Instability (DI): Causes and Consequences.* Oxford: Oxford University Press: 279–319.
- Péres-Júnior, A. K; Abreu, T. L. S; Berg, S. D; Rocha, J. A. 2007. Vertebrados terrestres do JBB e EEJBB. *In: Salles, A. E. H. Jardim Botânico de Brasília: diversidade e conservação.* Sobotânica, Distrito Federal. 356.
- Pianka, E. R. 1974. *Evolutionary ecology.* Harper and Row, NY.
- Pianka, E. R; Pianka, H. D. 1976. Comparative ecology of twelve species of nocturnal lizards (Gekkonidae) in the Western Australian desert. *Copeia* 1976:125–142.
- Pianka E. R; L. J.Vitt. 2003. *Lizards: Windows to the evolution of diversity.* University of California Press, Berkeley, CA.
- Prugha, L. R; Hodgesb, K. E; Sinclairc, A. R. E; Brasharesa, J. S. 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *PNAS* 105:20770–20775.
- Quinn, J. F; Harrison, S. P. 1998. Effects of hábitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, 75:132–140.
- Raia, P; Guarino, F. M; Turano, M; Polese, G; Rippa, D; Carotenuto, F; Monti, D. M; Cardi, M; Fulgione, D. 2010. The blue lizard spandrel and the island syndrome. *BMCEvolutionary Biology* 10:289.
- Ratter, J. A; Ribeiro, J. F; Bridgewater, S. 1997. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany* 80:223–230.
- Recoder, R; Nogueira, C. 2007 Composição e diversidade de répteis Squamata na região sul do Parque Nacional Grande Sertão Veredas, Brasil central. *Biota Neotropica* 7:267–278.
- Recorder, R. S; Teixeira Junior, M; Camacho, A; Nunes, P.M. S; Mott, T; Valdujo, P. H; Ghellere, J. M; Nogueira, C; Rodrigues, M.T. 2011. Reptiles of Serra Geral do Tocantins Ecological Station, Central Brazil. *Biota Neotropica* 11: 263–282.
- Ribeiro, L. F; Tabarelli, M. 2002. A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *Journal of Tropical Ecology* 18:775–794.
- Ricklefs, R. E. 1997. *The economy of nature.* W. H. Freeman Company. New York.

- Sagonas, K; Pafilis, P. P; Lymberakis, P; Donihue, C. M; Herrel, A; Valakos, E. D. 2014. Insularity affects head morphology, bite force and diet in a Mediterranean lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* 112:469–484.
- Sano, S. M; Almeida, S. P. 1998. *Cerrado: Ambiente e Flora. Planaltina – DF: Embrapa, 556p.*
- Santos, A. J. 2003. Estimativas de riqueza em espécies. *In: CULLEN Jr., L.; RUDRAN, R.; V ALLADARES–P ADUA, C. (Orgs). Métodos de Estudo em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Curitiba: Ed. Da UFPR, Fundação o Boticário de Proteção à Natureza.*
- Santoro, G. R. C. C. 2012. Mudanças temporais, após 13 anos de insularização, em comunidades de lagartos (Squamata) em ilhas formadas por um grande reservatório no Brasil central. 89f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília – DF.
- Sarre, S. 1996. Habitat fragmentation promotes fluctuating asymmetry but not morphological divergence in two geckos. *Researches in Population Ecology*, 38: 57–64.
- Sauer, J. D. 1969. Oceanic Islands and Biogeographical Theory: A Review. *Geographical Review* 59:582–593.
- Schmiegelow F. K. A; Machtans C. S; Hannon S. J. 1997. Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. *Ecology* 78:1914–32.
- Schoener, T. W. 1969. Models of optimal size for solitary predators. *The American Naturalist* 103:277–313.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interespecific competition. *The American Naturalist* 122:240–285.
- Schoener, T. W. 1988. On testing the MacArthur–Wilson model with data on rates. *The American Naturalist* 131:847–864.
- Schoener, T.W. 2009. The MacArthur-Wilson Equilibrium Model: What it said and how it was tested. pp 52–87 in J. B. Losos and R. E. Ricklefs (Eds.). *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press, Princeton NJ.
- Schoener, T. W; Gorman, G. C. 1968. Some niche differences in three lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*. *Ecology* 49:819–830.
- Schoener, T. W; Janzen, D. H. 1968. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *American Naturalist* 102:207–224.
- Schoener, T. W; Losos, J. B; Spiller, D. A. 2005. Island biogeography of populations: an introduced species transforms survival patterns. *Science* 310:1807–1809.

- Schoereder, J. H; Sorbrino, T. G; Ribas, C. R; Campos, R. B. F. 2004. Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Austral Ecology* 29:391–398.
- Schluter, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford UK.
- SEMARH. 2006. APA de Cafuringa: a última fronteira natural do DF. SEMARH, Distrito Federal. 544p.
- Silva, J. M. C; Bates, J. M. 2002. Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience* 52:225–234.
- 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. *Journal of Biogeography* 33:536–548.
- Silvano, D. L; Colli, G. R; Dixo, M. B. O; Pimenta, B. V. S; Wiederhecker, H. C. Anfíbios e Répteis. *In: Brasil. Ministério do Meio Ambiente. 2003. Fragmentação de Ecossistemas: Causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas Públicas. Brasília: MMA/SBF, 2003. p. 83–200.*
- Simberloff, D. S. 1974. Equilibrium Theory os Island Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:161–182.
- Simberloff, D. S; Abele, L. G. 1976. Island Biogeography and Conservation Practice. *Science* 191:285–286.
- Simberloff, D. S. & Wilson E. O. 1969. Experimental Zoogeography of Islands. *Ecology* 50:278–296.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- Soulé M. E; Orians G. H. 2001. Conservation biology research: its challenges and contexts. *In: M. E. Soulé & G. H. Orians (eds), Conservation biology. Society for Conservation Biology, Island Press, Washington, pp. 271–285.*
- Stouffer, P. C; Bierregaard, R. O. J. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76:2429–2445.
- Tabarelli, M; Silva, J. M. C; Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests, *Biodiversity and Conservation* 13:1419–1425.
- Templeton, A. R; Shaw, K; Routman, E; Davis, S. K. 1990. The Genetic Consequences of Hábitat Fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77:13–27.
- Terborgh, J; Lopez, L; Nuñez, P; Rao, M; Shahabuddin, G; Orihuela, G; Riveros, M; Ascanio, R; Adler, G. H; Lambert, T. D; Balbas, L. 2001. Ecologica Meltdown in Predator-Free Forest Fragments. *Science* 294:1923–1925.

- Uetanabaro, M; Souza, F. L; Landgref Filho, P; Beda, A.L; Brandão, R. A. 2007. Anfíbios e répteis do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica* 7:279–189.
- Valdujo, P. H; Nogueira, C. C; Baumgarten, L; Rodrigues, F. H. G; Brandão, R. A; Eterovic, A; Ramos-Neto, M. B; Marques, O. A. V. 2009. Squamate Reptiles from Parque Nacional das Emas and surroundings, Cerrado of Central Brazil. *Check List* 5:405–417.
- Vale, A. T; Felfili, J. M. 2005. Dry Biomass Distribution in Cerrado *Sensu Strictu* in Central Brazil. *Revista Árvore* 29:661–669.
- Vanzolini, P. E. 2005. On *Gymnodactylus amarali* Barbour, 1925, with the description of a new species (Sauria, Gekkonidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77:595–611.
- Vieira, D. L. M., Scariot, A; Holl, K. D. 2006. Effects of Hábitat, Cattle Grazing and Selective Logging on Seedling Survival and Growth in Dry Forests of Central Brazil. *Biotropica* 39:269–274.
- Vitt, L. J. 1991. An Introduction to the Ecology of Cerrado Lizards . *Journal of Herpetology* 25:79–90.
- 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.
- Vitt, L. J; Pianka, E. R; Cooper, W. E; Schwenk, K. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist* 162:44–61.
- Vitt, L. J; Caldwell, J. P; Colli, G. R; Garda, A. A; Mesquita, D. O; França, F. G. R; Shepard, D. B; Costa, G. C; Vasconcellos, M. M; Silva, V. N. 2005. Uma atualização do guia fotográfico de répteis e anfíbios da região do Jalapão no Cerrado brasileiro. *Occasional Paper, Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History* 2:1–24.
- Vitt, L. J; Shepard, D. B; Caldwell, J. P; Vieira, G. H. C; França, F. G. R; Colli, G. R. 2007. Living with your food: Geckos in termitaria of Cantão. *Journal of Zoology* 272: 321–328.
- Vitt, L; Magnusson, W. E; Pires, T. C. A; Lima, A. P. 2008. Guia de Lagartos da Reserva Adolpho Ducke – Amazônia Central. Manaus – AM: Áttema Design Editorial. 176p.
- Vitt, L. J; Caldwell, J. P. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 3rd edition. Academic Press – Elsevier, USA. 697p.
- Waddington, C. H. 1956. *Principles of Embryology*. Londres: George Allen & Unwin.
- Werneck, F. P; Colli, G. R; Vitt L. J. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. *Austral Ecology* 34:97–115.

- Wikelski, M; Trillmich, F. 1997. Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution* 51: 922–936.
- Whittaker, R. J; Fernández–Palacios, J. M. 2007. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. 2^a ed. New York: Oxford University Press Inc. 401p.
- Wright, D. H; Currie, D. J. Maurer, B. A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. *In*: Ricklefs, R. E; Schluter, D(eds.). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wu, J; Vankat, J. L. 1995. Island biogeography: theory and applications. *In*: W. A. Nierenberg (ed), *Encyclopedia of Environmental Biology*, vol. 2.San Diego: Academic Press.p. 371–379.
- Yu, A. D; Lei, S. A. 2001 *Equilibrium Theory of Island Biogeography: A Review*. USDA Forest Service Proceedings RMRS–P–21:163–171.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc, New Jersey.
- Zerbini, G. J; Brandão, R. A. Anfíbios e Répteis. *In*: Fonseca, F. O. 2001. *Olhares sobre o Lago Paranoá*. SEMARH, Distrito Federal. 425p.

