

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS GRADUACAO EM ECOLOGIA, COSERVAÇÃO E
BIODIVERSIDADE

**INFLUÊNCIA DA DIETA NA EVOLUÇÃO DE IGUANIA EM
AMBIENTES FLORESTAIS.**

Disceste: Raphael Teles Borges

Orientador: Prof. Dr. Nicolás Pelegrin

Uberlândia – MG

2025

RAPHAEL TELES BORGES

Influência da dieta na evolução de Iguania em ambientes florestais.

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.

Orientador:

Prof. Dr. Nicolás Pelegrin

UBERLÂNDIA – MG

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

B732i Borges, Raphael Teles, 1989-
2025 Influência da dieta na evolução de Iguania em ambientes florestais
[recurso eletrônico] / Raphael Teles Borges. - 2025.

Orientador: Nicolás Pelegrin.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2025.5591>

Inclui bibliografia.

1. Ecologia. 2. Filogenia. 3. Biodiversidade. 4. Iguania. I. Pelegrin,
Nicolás, 1975-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-
graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade. III. Título.

CDU: 574

Rejâne Maria da Silva
Bibliotecária-Documentalista – CRB6/1925



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 360, PPGECEB				
Data:	vinte de outubro de dois mil e vinte e cinco	Hora de início:	09:08	Hora de encerramento:	10:54
Matrícula do Discente:	12322ECR007				
Nome do Discente:	Raphael Teles Borges				
Título do Trabalho:	Influência da dieta na evolução de Iguania em ambientes florestais				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia de populações				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Ecologia, conservação e biodiversidade de vertebrados no Brasil				

Reuniu-se em forma presencial a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Paola Natalia De la Quintana Castellon - UFU; Victor Alberto Tagliacollo -UFU (suplente) e Nicolás Pelegrin - INBIO/UFU, orientador do candidato.

Iniciando os trabalhos o presidente da mesa, Dr. Nicolás Pelegrin, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato, agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o candidato:

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Nicolás Pelegrin, Professor(a) do Magistério Superior**, em 20/10/2025, às 11:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Victor Alberto Tagliacollo, Professor(a) do Magistério Superior**, em 20/10/2025, às 11:08, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Paola Natalia de la Quintana Castellon, Usuário Externo**, em 28/10/2025, às 16:50, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **6759395** e o código CRC **779F14BC**.

Dedico esta dissertação ao meu pai, exemplo de coragem e força diante do câncer nos últimos dois anos, inspiração que carregarei para sempre comigo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao professor Dr. Nicolás Pelegrin, por ter aceitado me orientar. Sua orientação foi fundamental para a realização deste trabalho.

Aos membros da banca examinadora, agradeço por aceitarem o convite e contribuírem com seus conhecimentos para a avaliação deste estudo.

Às minhas companheiras de laboratório, Mariana, Vitória e Alexia. Agradeço especialmente a Mariana e Vitória pela amizade e pelo apoio durante toda a construção deste trabalho, e à Alexia pela valiosa ajuda na execução da metodologia.

Aos amigos do programa de pós-graduação, Ricardo, Camila e Julia, pelo companheirismo, pelas trocas de ideias, momentos de descontração e pelos memes que tornaram os dias mais leves.

Aos meus amigos e afilhados, Andressa e Gustavo, pelo apoio emocional, pelos momentos de diversão e por “segurarem minha mão” nos momentos mais difíceis ao longo desses anos.

À minha família — mãe, pai, irmã e sobrinhos — por sempre me apoiarem e incentivarem minha trajetória acadêmica.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudo, que tornou possível a realização deste trabalho.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para esta jornada, meu sincero muito obrigado!

RESUMO

A partir da recente reorganização filogenética que posiciona Iguania como um clado derivado dentro de Squamata, este estudo investigou a hipótese de que a perda secundária do órgão vomeronasal (OVN) poderia ter favorecido uma adaptação a dietas de baixo teor lipídico, facilitando a colonização de ambientes florestais. Por meio de uma meta-análise macroevolutiva da dieta de 62 espécies, e utilizando Modelos Filogenéticos Generalizados (PGLS) com dados de biomassa de presas padronizados por modelos de regressão desenvolvidos especificamente para este fim, avaliou-se a influência de fatores ecológicos e da história evolutiva sobre o conteúdo lipídico da dieta. Os resultados refutaram a premissa central: não foram encontradas diferenças significativas no teor de lipídios entre lagartos de habitats abertos e florestais, nem em função do modo de forrageamento ou da termorregulação. A análise revelou que o teor de lipídios é um traço evolutivamente lábil, com sinal filogenético praticamente nulo, sendo significativamente menor apenas em espécies de habitats mistos (ecótonos). Esses achados indicam que a composição lipídica da dieta é moldada por pressões ecológicas locais e não representa uma síndrome adaptativa conservada para a vida em florestas. De forma mais ampla, os resultados abrem espaço para uma interpretação alternativa: a transição para a caça visual pode ter funcionado como uma liberação ecológica, permitindo aos Iguania explorar presas quimicamente defendidas e transformando uma aparente “perda” sensorial em uma expansão de oportunidades ecológicas.

Palavras-chave: Squamata, Iguania, Ecologia trófica, Análise filogenética comparativa, Evolução sensorial, Plasticidade fenotípica, Dieta, Lipídios.

ABSTRACT

Stemming from the recent phylogenetic reorganization that positions Iguania as a derived clade within Squamata, this study investigated the hypothesis that the secondary loss of the vomeronasal organ (VNO) may have favored an adaptation to low-lipid diets, thereby facilitating the colonization of forest environments. Through a macroevolutionary meta-analysis of the diets of 62 species, and using Phylogenetic Generalized Least Squares (PGLS) models with prey biomass data standardized by custom regression models, the influence of ecological factors and evolutionary history on dietary lipid content was evaluated. The results refuted the central premise: no significant differences were found in lipid content between lizards from open and forest habitats, nor as a function of foraging mode or thermoregulation. The analysis revealed that lipid content is an evolutionarily labile trait with a nearly null phylogenetic signal, being significantly lower only in species from mixed habitats (ecotones). These findings indicate that dietary lipid composition is shaped by local ecological pressures and does not represent a conserved adaptive syndrome for forest life. More broadly, the results open space for an alternative interpretation: the transition to visually oriented hunting may have acted as an ecological release, enabling Iguania to exploit chemically defended prey and turning an apparent sensory “loss” into an expansion of ecological opportunities.

Keywords: Squamata, Iguania, Trophic ecology, Phylogenetic comparative analysis, Sensory evolution, Phenotypic plasticity, Diet, Lipids.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1** - Análise de Componentes Principais (PCA) da dieta das espécies de lagartos. Os pontos representam as espécies, codificados por cor e forma de acordo com a infraordem. As setas indicam a influência relativa de cada categoria de presa sobre os eixos da ordenação..... 30
- Figura 2** Dendrograma de Similaridade da dieta das espécies de lagartos, com base no coeficiente de distância de Bray-Curtis e método de clusterização UPGMA..... 32
- Figura 3**- Percentual de lipídios na dieta de acordo com o tipo de habitat. Os pontos representam amostras individuais. A barra com asteriscos (**) denota uma diferença significativa ($p < 0,01$) entre os habitats Florestal e Misto, determinada pelo teste de Tukey HSD. 34
- Figura 4** - Conteúdo de lipídios na dieta por modo de forrageamento. Os tamanhos amostrais foram: Forrageador ativo ($n = 16$), Misto ($n = 9$) e Senta espera ($n = 34$). Não foi detectada diferença estatisticamente significativa entre os grupos.. 35
- Figura 5** - Comparação do percentual de lipídios na dieta por tipo de termorregulação. Não foi encontrada diferença estatisticamente significativa entre os grupos, conforme indicado pelo teste de Kruskal-Wallis ($p = 0,48$)..... 36
- Figura 6** - Mapeamento contínuo (contMap) da evolução do teor de lipídios na dieta sobre a filogenia das espécies de lagartos analisadas. As cores dos ramos representam o estado ancestral reconstruído para o percentual de lipídios, variando de valores baixos (azul e verde) a valores altos (laranja e vermelho), conforme a escala de cores. O gráfico ilustra a distribuição do teor de lipídios através das linhagens evolutivas..... 39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Parâmetros e métricas de ajuste dos modelos de regressão utilizados para estimar o peso seco (g) de diferentes ordens de artrópodes. As estimativas foram baseadas em duas variáveis preditoras: peso úmido (Peso U., em mg) e volume (em mm³). Os modelos testados incluíram regressões linear, de potência e exponencial. A tabela apresenta o tamanho da amostra utilizada para cada modelo (n), a fórmula da equação de melhor ajuste, o coeficiente de determinação (R²) e o Erro Quadrático Médio Raiz (RMSE)..... 29

Tabela 2 - Resumo das análises comparativas do percentual de lipídios na dieta de lagartos em relação a diferentes fatores ecológicos e comportamentais. As médias e desvios padrão (DP) são apresentados com base nos dados originais, mas os resultados estatísticos foram obtidos a partir das análises com os dados transformados (arcseno da raiz quadrada). P-valores significativos ($p < 0,05$) estão em negrito..... 33

Tabela 3 - Resultados da seleção de modelos baseada no Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc) para os modelos PGLS que predizem o conteúdo de lipídios na dieta. 37

Tabela 4 – Coeficientes do melhor modelo PGLS, que descreve a relação entre o tipo de habitat e o teor de lipídios na dieta (variável transformada). O modelo foi selecionado com base no AICc (ver Tabela 3). 37

SUMÁRIO

Introdução.....	10
Justificativa.....	17
Hipótese.....	17
Objetivos	18
Objetivo geral	18
Objetivos específicos	18
Metodologia	18
Coleta dos dados	18
Dieta.....	20
Termorregulação e microhabitats	20
Modo de forrageamento.....	21
Relação Filogenética.....	21
Conteúdo de lipídeos	22
Análises estatísticas	25
Resultados	27
Conclusão.....	48
Referências.....	50

Introdução

Os répteis escamados (Reptilia: Squamata), constituem um dos maiores clados de vertebrados terrestres em termos de número de espécies (Koch e Gauthier, 2018; Simões e Pyron, 2021; Wiens *et al.*, 2012), com mais de 11.000 espécies reconhecidas de lagartos, serpentes e anfisbenas (Meiri, 2024). O grupo destaca-se por uma ampla gama de características ecológicas e morfológicas, resultando em uma distribuição global, explorando quase todos os habitats do mundo (Koch e Gauthier, 2018; Pyron, Burbrink e Wiens, 2013).

Sendo assim, os escamados alcançaram o status de organismos modelo em áreas como comportamento, ecologia, morfologia funcional, biogeografia e biologia do desenvolvimento (Koch e Gauthier, 2018). Sua história evolutiva única inspirou inovações em tópicos filogenéticos, incluindo a delimitação de espécies, a reconstrução de estados ancestrais, os padrões de extinção e as radiações adaptativas (Pyron, Burbrink e Wiens, 2013). Nos últimos anos, o estudo das relações filogenéticas entre os répteis escamados (Squamata) tem sido uma área de intensa investigação e diversas abordagens foram empregadas, incluindo análises morfológicas, estudos moleculares em diferentes escalas e, mais recentemente, análises filogenômicas (Burbrink *et al.*, 2020; Estes, Queiroz, De e Gauthier, 1988; Lee, 1998; Pyron, Burbrink e Wiens, 2013; Reeder *et al.*, 2015; Vidal e Hedges, 2005; Wiens, Brandley e Reeder, 2006).

Apesar dos esforços combinados dos estudos morfológicos, que frequentemente chegaram a conclusões similares sobre a estrutura dos grupos familiares dentro dos répteis escamados (Burbrink *et al.*, 2020), as hipóteses atuais sobre a filogenia desses animais sofreram mudanças radicais nos últimos anos. Isso é especialmente evidente quando comparamos as árvores filogenéticas derivadas de dados morfológicos e moleculares (Koch e Gauthier, 2018; Pyron, Burbrink e Wiens, 2013).

Hipóteses iniciais da filogenia dos Squamata e estudos anteriores as últimas duas décadas, baseados em dados morfológicos (Estes, Queiroz, De e Gauthier, 1988) apoiaram consistentemente uma divisão basal entre Iguania (que inclui famílias como Tropiduridae, Liolaemidae, Dactyloidae etc.) e Scleroglossa, que compreende todos os outros escamados, como gekonídeos, outros lagartos, serpentes e anfisbenas,

tradicionalmente reunidos no grupo Autarchoglossa (Vidal e Hedges, 2009; Vitt *et al.*, 2003). Enquanto os representantes de Iguania, juntamente com o *Sphenodon* (grupo irmão de Squamata), exibem línguas carnudas e altamente musculosas, os membros do clado Scleroglossa se distinguem por possuírem línguas achatadas e queratinizadas (Koch e Gauthier, 2018).

De modo geral, os Autarchoglossa desenvolveram estratégias ativas de forrageamento—procuram ativamente presas imóveis, como larvas, ou presas com distribuição agrupada, como cupins—enquanto os Iguania são em grande parte caçadores senta-espera—aguardam e emboscam presas móveis, como formigas, coleópteros, ortópteros, himenópteros, entre outros (Baeckens, Damme, Van e Cooper, 2017; Huey, Pianka e Huey, 1981). Normalmente, os caçadores ativos utilizam seu órgão vomeronasal bem desenvolvido para localizar presas, alimentando-se de um maior número delas em comparação com os caçadores senta-espera, que dependem mais da visão e têm uma dieta oportunista (Kuo *et al.*, 2019).

Estudos mais recentes, combinando análises moleculares, sugerem que algumas hipóteses sobre a filogenia dos Squamata, baseadas exclusivamente na morfologia, podem não ter sido precisas (Pyron, Burbrink e Wiens, 2013). Foi descoberto que a tradicional dicotomia entre Iguania e Scleroglossa não encontra suporte. Ao invés disso, Iguania é agora considerada uma linhagem derivada, agrupando-se no topo da árvore filogenética, juntamente com anguimorfos e serpentes formando um clado denominado Toxicofera, devido a expressão compartilhada de genes precursores de toxinas em suas glândulas salivares (Koch e Gauthier, 2018; Vidal e Hedges, 2005, 2009).

Essa nova classificação dos répteis escamados rejeita a hipótese tradicional da monofilia de Scleroglossa, na qual Iguania era considerado o clado basal, grupo-irmão de todos os outros Squamata. Em contraste, a topologia atual, apoiada por dados moleculares, reposiciona Iguania como um grupo altamente derivado, aninhado dentro do clado Toxicofera (Burbrink *et al.*, 2020). Essa nova filogenia também desafia a noção de Autarchoglossa como um grupo monofilético, com Dibamida (escamados apodas), considerados parte dos Autarchoglossa, agora são reconhecidos como a linhagem mais basal, seguidos por Gekkota (Simões e Pyron, 2021; Vidal e Hedges, 2009). Consequentemente, semelhanças morfológicas antes consideradas ancestrais entre

Iguania e Sphenodon são agora interpretadas como resultado de uma história complexa de reversões e convergências evolutivas (Koch e Gauthier, 2018).

De acordo com evidências disponíveis, é plausível inferir que o ancestral dos Squamata modernos provavelmente era um animal terrestre, de dieta insetívora e hábitos diurnos, adotando uma estratégia de forrageamento do tipo senta-espera. Este espécime utilizava a língua não apenas para a captura, mas também para a manipulação de suas presas, apresentando possivelmente uma termorregulação termoconformista, em que sua temperatura corporal variava em consonância com a temperatura ambiental (Pelegri *et al.*, 2021; Vidal e Hedges, 2005). Em um estágio posterior da evolução dos lagartos, observa-se o surgimento de um grupo que adotou uma nova abordagem no forrageamento. Nesse grupo, a língua deixou de ter função direta na manipulação e captura de presas, passando a desempenhar um papel na captura de sinais químicos do ambiente, em paralelo à evolução do órgão vomeronasal (Cooper, 1994). Ademais, essa nova linhagem se distingue por apresentar um metabolismo mais acelerado, caracterizado por temperaturas corporais mais elevadas e um comportamento termorregulatório ativo (Belluere *et al.*, 1996).

Segundo a hipótese Toxicófera, os Iguania perderam a habilidade de captura de presas por preensão mandibular ao longo do tempo, em contrapartida, desenvolveram secundariamente a capacidade de preensão pela língua. Além disso, houve uma evolução na estratégia de identificação das presas, passando de uma abordagem que envolvia tanto a discriminação visual e vomeronasal para uma dependência predominante na discriminação visual das presas (Vidal e Hedges, 2009).

O sistema olfativo dos lagartos, assim como na maioria dos tetrápodes, é composto por duas populações bem segregadas de neurônios olfativos primários: (1) células receptoras do epitélio olfativo, que projetam seus axônios no bulbo olfativo principal, e (2) receptores do órgão vomeronasal, cujos axônios terminam na camada glomerular do bulbo olfativo acessório (Franceschini, 2000). O órgão vomeronasal (OVN), também conhecido como órgão de Jacobson, constitui a porção periférica do sistema olfativo acessório e é anatomicamente distinto do sistema olfativo principal (Filoramo e Schwenk, 2009). Enquanto o sistema olfativo principal está envolvido na detecção de odores aerotransportados, como quimiosinalizadores voláteis, o OVN é

especializado na percepção de sinais químicos não voláteis, que não se difundem facilmente no ambiente. Esse órgão é particularmente sensível a compostos de alto peso molecular, como feromônios e proteínas, permitindo respostas comportamentais mais direcionadas (Dial e Schwenk, 1996; Filoramo e Schwenk, 2009; Franceschini, 2000)

O OVN se abre exclusivamente na cavidade oral, próximo à região anterior do palato, embora, em algumas espécies de lagartos, possa manter uma comunicação com o sulco coanal, que se conecta à narina interna (Kaczmarek et al., 2020). Sua função está diretamente ligada à quimiorrecepção mediada pela língua: durante o comportamento de “dardejar” (tongue-flicking), partículas químicas são coletadas do ambiente e transportadas para o OVN, onde células receptoras microvilosas iniciam a transdução do sinal (Cooper, 1994; Kaczmarek et al., 2020; Saito et al., 2010). Esse mecanismo possibilita uma discriminação química refinada, essencial para atividades como rastreamento de presas, seleção de parceiros reprodutivos e reconhecimento territorial (Kaczmarek et al., 2020).

Dentre os Squamata, a estrutura e o uso dos sentidos químicos nasais variam entre os grupos, e essa variação parece estar relacionada à morfologia da língua e ao seu papel na entrega de substâncias não voláteis ao OVN (Franceschini, Lazzari & Ciani, 2000). O órgão vomeronasal é relativamente pequeno em algumas famílias de Iguania, bem desenvolvido em Gekkonidae e Scincoidea e particularmente robusto em Lacertidae. Esse padrão é reforçado por estudos como o de Schwenk (1993) e Baeckens et al. (2017), que demonstraram que lagartos do grupo Iguania apresentam limitações na detecção de substâncias químicas não voláteis devido à morfologia da língua e do OVN. De forma semelhante, em *Chamaeleo chamaeleon* (Chamaeleonidae), o órgão vomeronasal é extremamente reduzido e ocupa uma posição atípica em relação a outras estruturas nasais, sugerindo uma capacidade sensorial limitada para a detecção desses compostos (Hass 1937).

A morfologia da língua e do órgão vomeronasal (OVN) está intimamente relacionada às adaptações ecológicas dos lagartos, influenciando diretamente suas estratégias de forrageamento e percepção química do ambiente. Baeckens (2019) destaca que a bifurcação da língua está associada à maior eficiência na detecção de sinais químicos, com espécies de línguas altamente bifurcadas tendendo a investir mais tempo

na busca ativa de alimento. Essa especialização possibilita a tropotaxia química, ou seja, a comparação bilateral de concentrações odoríferas, o que é crucial para detectar presas ocultas e acompanhar trilhas químicas (Schwenk, 1999). No entanto, há variações significativas entre grupos. Por exemplo, os Iguania, que adotam uma estratégia de forrageamento senta-espera, geralmente apresentam língua sem bifurcação e um OVN menos desenvolvido em comparação a outros grupos dentro de Toxicofera (Schwenk, 1994). Além disso, modificações na morfologia da língua, como o grau de bifurcação e comprimento, impactam sua flexibilidade e protrusão, influenciando a entrega de substâncias químicas ao OVN e, conseqüentemente, a percepção de presas (Baeckens, 2019). Espécies com línguas fortemente bífidas, especializadas para vomerolfacção, exibem OVNs mais desenvolvidos e epitélios sensoriais altamente estruturados, além de uma maior frequência de movimentação da língua para capturar amostras químicas (Baeckens, 2019). Cooper (1995) sugere que mudanças no comportamento de forrageamento impulsionaram adaptações tanto na morfologia da língua quanto no sistema quimiossensorial, o que também impacta a comunicação química entre indivíduos.

A termorregulação em lagartos envolve processos fisiológicos e comportamentais e é fundamental para que esses animais atinjam seu ótimo térmico (Herczeg et al., 2003, 2008). Diferentemente dos endotérmicos, lagartos são ectotérmicos e não utilizam calor metabólico, mas dependem principalmente da seleção ativa de microhabitats térmicos para regular seu balanço térmico, atuando como oportunistas térmicos (Sagonas et al., 2017; Herczeg, 2008). Segundo essa estratégia, os lagartos são classificados em um espectro que varia entre a termoconformidade e a termorregulação precisa (Huey e Slatkin, 1976; Herczeg et al., 2003). Um lagarto é considerado termoconformista quando sua temperatura corporal depende da temperatura ambiente (substrato ou ar), exibindo ausência ou baixo esforço de regulação comportamental. Por outro lado, o termorregulador busca ativamente otimizar e manter sua temperatura corporal independente das condições ambientais (Black et al., 2019). De acordo com o modelo de custo-benefício da termorregulação, a adoção de termoconformidade é mais provável quando os custos da regulação (ex.: tempo gasto na busca) são elevados, e a termorregulação precisa é adotada quando os benefícios superam esses custos (Tan & Schwanz, 2015). Em ambientes estáveis, como florestas

tropicais, o termoconformismo pode ser vantajoso por reduzir a necessidade de ajuste ativo (Black et al., 2019).

A estrutura espacial do habitat térmico exerce um papel fundamental na seleção dos microhabitats pelos lagartos, pois a distribuição da radiação solar e a variedade de tipos de substratos determinam onde os indivíduos podem obter o calor necessário ou evitar o superaquecimento (Tan & Schwanz, 2015; Ortega et al., 2019). Além disso, fatores não térmicos—como interações sociais, adaptações morfológicas, dieta e proteção contra predadores—também influenciam essa escolha, a ponto de aproximadamente 50 variáveis terem sido identificadas como componentes do nicho desses répteis (Pianka et al., 2017; Ortega et al., 2019).

Ambientes abertos, como desertos e savanas, caracterizam-se por intensas flutuações térmicas que favorecem uma síndrome ecológica baseada na termorregulação ativa e no forrageamento amplo. Nessas comunidades, predominam linhagens como Teiidae e Lacertidae, cujas adaptações a um estilo de vida ativo, com deslocamentos constantes em busca de alimento, demandam estratégias intensas de termorregulação (Vitt & Caldwell, 2013). A abundância de luz solar possibilita longos períodos de aquecimento por exposição, enquanto sombras e tocas oferecem oportunidades de resfriamento. Assim, esses lagartos regulam sua temperatura corporal por meio de movimentos entre áreas ensolaradas e sombreadas (Pelegrin et al., 2009). Tal comportamento exige também maior eficiência na detecção química do ambiente, refletida em modificações morfológicas da língua e no desenvolvimento do órgão vomeronasal, que potencializam a coleta e o processamento de informações químicas (Baeckens et al., 2017).

Em contraste, em habitats florestais, onde a incidência da radiação solar direta é reduzida, e as variações térmicas são menos pronunciadas, os lagartos tendem a adotar o termoconformismo, permitindo que sua temperatura corporal acompanhe as condições ambientais (Bellire et al., 1996; Ortega et al., 2019). As comunidades florestais são dominadas, em diversidade e biomassa, por representantes da infraordem Iguania, especializados em estratégias de emboscada e camuflagem (Schulte et al 2003). Nesse contexto, eles demonstram adaptações comportamentais que potencializam essa

estratégia, como o forrageamento do tipo 'senta-espera', que privilegia a detecção de presas com alta movimentação (Pianka e Vitt, 2003).

A composição da dieta pode influenciar diretamente as preferências térmicas de organismos ectotérmicos. Um estudo clássico com o agamídeo *Amphibolurus nuchalis* demonstrou essa relação ao impor dietas com diferentes perfis lipídicos (Geiser e Learmonth, 1994). Indivíduos alimentados com uma dieta rica em ácidos graxos saturados selecionaram temperaturas corporais significativamente mais altas do que aqueles alimentados com predominância de ácidos graxos insaturados. Isso ocorre porque a digestão e absorção de gorduras saturadas são mais eficientes em temperaturas elevadas, enquanto as gorduras insaturadas são metabolizadas em temperaturas mais baixas (Geiser e Learmonth, 1994). Essa dependência fisiológica sugere que, em um contexto natural, a escolha da dieta pelo lagarto pode ser limitada pela disponibilidade térmica do ambiente. Ou seja, um indivíduo provavelmente só optará por consumir presas ricas em gordura saturada se as condições ambientais permitirem que ele atinja as temperaturas corporais mais altas necessárias para a sua digestão.

É evidente que a diferenciação na morfologia da língua, nos padrões de forrageamento baseados em orientação visual e na alimentação com presas pouco energéticas ou tóxicas conferiram aos Iguania a capacidade de explorar uma variedade de habitats não disponíveis para outros grupos de lagartos (Vidal e Hedges, 2009). Contudo, ao considerar que a temperatura corporal selecionada pode ser influenciada pela composição de ácidos graxos da dieta, em especial pela proporção de ácidos graxos saturados (Geiser e Learmonth, 1994), algumas questões fundamentais surgem para entender a evolução dos lagartos, especialmente as características ancestrais adquiridas secundariamente em Iguania, e a intrincada relação entre temperatura, atividade e estratégias de forrageamento: Será que a dieta dos indivíduos que habitam florestas possui a mesma quantidade de lipídeos saturados que a dos animais que vivem em ambientes abertos? Mesmo com a mesma disponibilidade de presas em ambas as áreas, é possível que os indivíduos termorreguladores em ambientes florestais optem por presas com baixo teor lipídico, enquanto os que habitam ambientes abertos se alimentem de presas com teor de lipídeos saturados mais elevado, conforme a disponibilidade? Qual é a relação entre a redução do órgão vomeronasal, a composição de lipídios na dieta e a conquista de ambientes florestais em Iguania? Desde que as florestas estão

dominadas por lagartos *Iguania*, é de interesse explorar se uma dieta com menor conteúdo de lipídios resultou em uma vantagem evolutiva para os lagartos *Iguania* conquistarem ambientes florestais, onde a disponibilidade de áreas ensolaradas é reduzida.

Justificativa

O estudo proposto visa aprofundar a compreensão da história evolutiva dos répteis Squamata, com um enfoque particular na perda da quimiossensorialidade nos *Iguania* e as consequências adaptativas resultantes. Esta pesquisa é de suma importância, pois procura desvendar os processos evolutivos que deram forma à diversidade ecológica e comportamental desses animais, especialmente no que diz respeito à ocupação de variados habitats, incluindo florestas.

Os resultados esperados desta pesquisa têm o potencial de contribuir de maneira significativa para a compreensão da evolução dos Squamata e para a conservação desses animais, especialmente considerando o atual cenário de perda de habitat. Ao elucidar os mecanismos evolutivos que influenciaram a ocupação de habitats florestais pelos répteis Squamata, este estudo poderá oferecer compreensão necessária para o gerenciamento e a proteção dessas espécies em ambientes naturais que estão fragmentados e sob ameaça de degradação.

Hipótese

A hipótese central deste estudo propõe que a perda da habilidade de detectar compostos químicos no ambiente pelos *Iguania* teve um impacto significativo na sua dieta e, conseqüentemente, nos seus requisitos metabólicos. Ao depender exclusivamente da vista para a detecção de presas, a quantidade de lipídios ingerida dependerá do conteúdo de ácidos graxos disponível em presas ativas e visíveis, pelo que sua dieta deveria conter uma menor porcentagem de lipídios que a dieta de lagartos de áreas abertas que procuram suas presas utilizando sinais químicos. Assim, ao adotar uma dieta com baixo teor de lipídios, esses répteis poderiam ter diminuído os custos

energéticos associados à digestão. Isso lhes conferiria uma vantagem adaptativa na colonização de habitats florestais, onde a disponibilidade de uma fonte externa de calor como o sol, é limitada. Esta mudança na dieta e nos requisitos metabólicos pode ter sido um fator crucial para a sobrevivência e a diversificação dos Iguania em habitats florestais.

Objetivos

Objetivo geral

Testar a hipótese de que a diversificação dietética dos Iguania, potencialmente associada à redução da capacidade de quimiodeteção mediada pelo órgão vomeronasal, está relacionada a uma dieta com menor teor de lipídios em comparação a lagartos não-Iguania, o que poderia ter favorecido a ocupação de habitats florestais.

Objetivos específicos

- a) Analisar a composição da dieta e o conteúdo de lipídios em representantes de diferentes grupos de lagartos.
- b) Comparar a ingestão de lipídios entre lagartos de ambientes florestais e aqueles de ambientes abertos.
- c) Avaliar diferenças na ingestão de lipídios entre lagartos com forrageamento ativo e os de forrageamento do tipo senta-espera.
- d) Verificar diferenças na ingestão de lipídios entre lagartos termoconformista e termorreguladores.
- e) Determinar a influência do habitat, modo de forrageamento, tipo de termorregulação e relações filogenéticas sobre o conteúdo de lipídios na dieta dos lagartos

Metodologia

Coleta dos dados

Os dados utilizados neste estudo foram coletados a partir de artigos científicos disponíveis nas plataformas Google Acadêmico, Web of Science e Scopus. A busca para

os dados de dieta fora realizada utilizando os termos: “dieta de Sauria”, “Ecologia trófica de Sauria”, “forrageamento de lagartos” e “composição da dieta de lagartos”, em português e inglês.

CrITÉRIOS de exclusão foram aplicados para garantir a qualidade e a relevância dos dados, desconsiderando estudos que:

- Não apresentassem dados detalhados sobre a composição alimentar de lagartos;
- Apresentassem valores de volume em unidades diferentes de mm³, cm³ ou ml ou que os dados de peso não estivessem expressos em peso seco ou peso úmido;
- Envolvessem lagartos com dieta predominantemente formada por vertebrados.

Para a obtenção de dados relacionados ao tipo de forrageamento, temperatura preferencial, relações filogenéticas e habitat, foram utilizados os bancos de dados de Meiri (2024) e Pianka (2017). A base de dados compilada por Pianka et al. (2017) abrange 134 espécies de lagartos pertencentes a 24 famílias, distribuídas por desertos da Austrália, África e América do Norte, além de florestas úmidas da América do Sul e Central, e biomas como Chaco, Monte, Cerrado e Caatinga. Essa base oferece informações detalhadas sobre ecologia, incluindo características ecomorfológicas, uso do habitat, composição percentual dos itens alimentares, estratégias de forrageio, variáveis e modos reprodutivos, temperaturas, períodos de atividade e estratégias de defesa, somando um total de 51 variáveis.

A base de dados de Meiri, (2024) engloba informações detalhadas sobre 11.744 espécies de Squamata, incluindo lagartos, anfisbenídeos e serpentes. Esta base contém dados relacionados a características ecológicas, morfológicas, fisiológicas e histórias de vida, abrangendo uma vasta gama de habitats ao redor do mundo. As variáveis incluem tamanho corporal, temperatura corporal, dieta, uso de micro-habitat, modos de forrageamento, reprodução, risco de extinção, entre outras, totalizando uma ampla gama de informações que são cruciais para o estudo da biologia e ecologia desses répteis.

Para analisar o conteúdo lipídico na dieta, foi necessário primeiramente padronizar os dados de presas obtidos da literatura, que estavam em volume, para uma medida de biomassa (peso seco). Para isso, foi desenvolvido um modelo preditivo de regressão a partir de artrópodes coletados em campo, que permitiu estimar o peso seco

de cada item-presa (o detalhamento deste método se encontra na seção 'Conteúdo de lipídeos'). Subsequentemente, à massa em peso seco de cada Ordem de presa foi atribuída uma porcentagem média de lipídios, com base nos valores consolidados da literatura, utilizando principalmente os estudos de Razeng e Watson (2015), Lase & Wolf (2011) e outros como referência. Essa abordagem em duas etapas permitiu calcular a massa total de lipídios ingerida por cada espécie de lagarto.

Dieta

As informações sobre as ordens de invertebrados presentes nas dietas foram selecionadas a partir das descrições fornecidas pelos artigos. Quando os estudos apresentavam análises mais detalhadas, como identificação ao nível de subordem ou família, esses grupos foram consolidados em suas respectivas ordens.

Três principais unidades de medida foram selecionadas para o registro das dietas: volume (em mm³, cm³ ou ml), peso úmido e peso seco. Artigos que apresentavam mais de uma unidade de medida simultaneamente também foram incluídos na construção do banco de dados. No entanto, para as análises estatísticas, optou-se por utilizar exclusivamente os dados de peso seco. Essa decisão se baseia no fato de que a conversão peso seco fornece uma estimativa mais precisa da biomassa consumida, evitando a variação de umidade presente no peso úmido, e permite uma melhor comparação entre as dietas e o conteúdo de lipídeos saturados.

Termorregulação e microhabitats

A maioria dos lagartos diurnos tende a termorregular, enquanto os noturnos geralmente são termoconformadores. No entanto, também é possível observar variações intermediárias nas estratégias de termorregulação, e espécies de lagartos diurnos que habitam florestas tropicais atuam como termoconformadores (Pianka *et al.*, 2017). Para esse estudo as espécies foram então classificadas em três categorias de acordo com sua termorregulação: Ativo (regulam ativamente sua temperatura corporal por meio de

comportamentos), Termoconformadores (temperatura corporal oscila de acordo com a temperatura do ambiente) e Misto (exibem estratégias intermediárias ou facultativas).

Os microhabitats utilizados foram classificados em categorias que refletem os ambientes predominantes em que essas espécies ocorrem, sendo eles áreas abertas, com maior incidência de sol, e ambientes florestais, com maior cobertura vegetal e sombra. Para investigar a influência do ambiente sobre a dieta, o microhabitat de cada espécie foi determinado com base nas informações das bases de dados de Pianka et al. (2017) e Meiri (2024). As espécies foram então classificadas em três categorias de acordo com o uso predominante do ambiente: Aberto (áreas com alta incidência solar, como desertos e savanas), Florestal (áreas com dossel fechado e alta cobertura vegetal) e Misto (espécies que utilizam ambos os ambientes).

Modo de forrageamento

O modo de forrageamento foi considerado importante para entender como diferentes estratégias de caça influenciam a ingestão de lipídios pelos lagartos. Lagartos que habitam áreas abertas, onde as condições são mais favoráveis à termorregulação ativa, geralmente adotam comportamentos de caça ativa, permitindo uma maior eficiência na captura de presas. Por outro lado, aqueles que vivem em ambientes florestais, com condições mais sombreadas, tendem a utilizar a estratégia de forrageamento "senta e espera", que demanda menos energia e está mais alinhada com a sua natureza termoconformista.

Os dados foram retirados da base de dados de Meiri, (2024) e organizados em valores binários. Por exemplo, uma espécie senta-espera estrita será codificada como ativo = 0, senta espera = 1, enquanto uma espécie com modo de forrageamento misto (ativo e senta-espera) terá os valores de 1 nas duas categorias.

Relação Filogenética

A relação filogenética entre as espécies foi incorporada às análises com o objetivo de controlar a não-independência dos dados decorrente da ancestralidade

comum, uma vez que características ecológicas e comportamentais, como dieta, modo de forrageamento e fisiologia térmica, podem apresentar conservadorismo filogenético (Crisp & Cook, 2012; Pelegrin et al., 2021). Para esse fim, utilizamos a filogenia de Squamata obtida de Tonini et al. (2016), que integra dados moleculares e métodos probabilísticos.

A partir da filogenia original, foi construída uma árvore reduzida contendo apenas as espécies incluídas neste estudo, mantendo os comprimentos de ramos originais. Essa árvore foi utilizada como estrutura de correção nas análises comparativas filogeneticamente controladas (como em modelos de regressão), bem como para a visualização da variação do teor de lipídios no contexto evolutivo.

Adicionalmente, para visualizar a distribuição do teor de lipídios ao longo da história evolutiva do grupo, foi gerado um mapa de caráter contínuo sobre a árvore filogenética, utilizando a função `contMap` do pacote `phytools` (Revell, 2012) em R. Todas as análises foram conduzidas no ambiente estatístico R, utilizando também os pacotes `ape` (Paradis *et al.*, 2024) e `phylolm` (Lam e Ho, 2025).

Conteúdo de lipídeos

Para estimar a composição lipídica das presas descritas nos levantamentos bibliográficos, adotou-se como principal referência o estudo de Razeng e Watson (2015), que forneceu dados detalhados sobre a porcentagem de lipídios em diferentes grupos de artrópodes. Para complementar lacunas não contempladas por essa fonte, também foram utilizados os trabalhos de Lase e Wolf (2011), Ziegler e Antwerpen (2006) e Paul et al. (2017), os quais forneceram estimativas do teor de lipídios com base no peso seco, a partir de metodologias semelhantes.

A fim de padronizar os dados de volume das descrições de dietas para porcentagens de lipídios por peso seco, foram coletadas amostras de artrópodes. As coletas foram realizadas com redes entomológicas, coleta manual e armadilhas de queda, em diferentes micro-habitats na Fazenda Experimental do Glória está localizada na parte sudeste do município de Uberlândia às margens da BR-050, no Km 78, entre as coordenadas 18°57'30"S e 48°12'0"W. Após a coleta, os indivíduos tiveram suas

variáveis morfométricas mensuradas (comprimento, largura e altura) com o auxílio de lupa e paquímetro digital (Mitutoyo), permitindo a estimativa do volume. O peso úmido foi determinado com uma balança de precisão. Em seguida, os artrópodes foram secos em estufa a 60 °C até atingirem massa constante, e então o peso seco foi obtido por nova pesagem.

Com o objetivo de estimar o peso seco e, conseqüentemente, o teor de lipídios por peso seco de presas registradas nas dietas quando esse dado não estava disponível diretamente, foram desenvolvidos e aplicados modelos de regressão específicos para cada grupo taxonômico (Ordem) mais abundante. Utilizando os valores de volume, peso úmido e peso seco dos artrópodes coletados, foram testados diferentes tipos de modelos de regressão para descrever a relação entre as variáveis preditoras (volume e peso úmido) e o peso seco:

Linear:

$$y = a.x + b$$

Log-log:

$$\log(y) = a * \log_{10}(x) + b$$

Potência:

$$y = ax^b$$

Exponencial:

$$y = a.e^{b.x}$$

Onde:

y: Peso Seco do artrópode (em miligramas, *mg*);

x: Peso Úmido do artrópode (em miligramas, *mg*);

a: Coeficiente de intercepto (ou constante) da regressão;

b: Coeficiente angular ou coeficiente de regressão da variável x;

e: Base do logaritmo natural, aproximadamente 2,718;

ln: Logaritmo natural (logaritmo na base *e*).

O desempenho de cada modelo foi avaliado utilizando o RMSE (Raiz do Erro Quadrático Médio) e o R^2 (Coeficiente de Determinação). Para cada combinação de grupo taxonômico e variável preditora, o modelo com melhor ajuste foi selecionado com base em dois critérios estatísticos: o maior Coeficiente de Determinação (R^2) e a menor RMSE. Nos casos em que o desempenho dos modelos foi muito similar, foi dada preferência àquele que apresentou maior coerência biológica com os dados.

A partir da descrição da dieta dos lagartos em peso seco, foi estimado a quantidade de lipídios ingeridos por cada espécie com base na média percentual de lipídios atribuída a cada ordem taxonômica de presa. Para isso, foi realizada a combinação entre os dados de peso seco consumido por ordem e a composição lipídica média correspondente, obtida a partir da base de dados construída neste estudo e complementada com informações da literatura (cf. Razeng & Watson, 2015; Lase & Wolf, 2011; Ziegler & Antwerpen, 2006; Paul et al., 2017). O cálculo do conteúdo de lipídios ingeridos seguiu a seguinte equação:

$$L_i = \sum_{j=1}^n P_{ij} \cdot \left(\frac{L_j}{100} \right)$$

Onde:

L_i = quantidade total de lipídios ingeridos pela espécie *i* (em mg);

P_{ij} = massa total em peso seco da ordem de presa *j* consumida pela espécie *i* (em mg);

L_j = porcentagem média de lipídios da ordem de presa *j* (em % do peso seco);

n = número total de ordens de presas consumidas.

Essa abordagem segue a metodologia proposta por Razeng e Watson (2015), que associaram dados de dieta à composição nutricional média de diferentes grupos de artrópodes, priorizando o uso de valores expressos em peso seco para garantir maior padronização e comparabilidade entre estudos. A estimativa final dos lipídios ingeridos foi obtida ao se multiplicar o peso seco consumido por cada grupo de presa pelo respectivo teor lipídico, expressando o resultado em miligramas de lipídios ingeridos.

As análises foram realizadas no ambiente estatístico R (versão 4.4.3, R Core Team, 2025), utilizando os pacotes readxl (Wickham e Bryan, 2025), dplyr (Wickham *et al.*, 2014), tidyr (Wickham, Vaughan e Girlich, 2024), purrr (Wickham e Henry, 2025), broom (Robinson, Hayes e Couch, 2021), stringr (Wickham, 2009) e writexl (Ooms, 2025).

Análises estatísticas

Para caracterizar a composição da dieta dos diferentes grupos de lagartos (Objetivo a), foi construída uma matriz de proporção do volume (ou peso seco estimado) de cada item alimentar consumido por espécie. A similaridade na composição da dieta entre as espécies foi analisada por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA) (Legendre & Legendre, 2012), com base nas proporções de consumo de cada categoria de presa. Adicionalmente, foi construído um Dendrograma de Similaridade da Dieta utilizando o coeficiente de distância de Bray-Curtis e o método de clusterização UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) (Legendre & Legendre, 2012), com o intuito de visualizar padrões de agrupamento entre espécies de acordo com a composição alimentar.

Para comparar a ingestão de lipídios na dieta entre os diferentes grupos de lagartos (Objetivos b, c e d), ou seja, entre ambientes florestais e abertos; entre lagartos com forrageamento ativo e do tipo senta-espera; e entre lagartos termoconformistas e termorreguladores, foram utilizados Testes t de Student independentes ou testes U de Mann-Whitney, conforme a normalidade dos dados e a homocedasticidade, avaliadas pelos testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente (Zar, 1999). Em casos que houve mais de duas categorias em alguma variável (e.g., forrageamento misto), foi empregada ANOVA (Análise de Variância), seguida de testes post-hoc de Tukey HSD para comparações múltiplas, se as premissas forem atendidas. Alternativamente, o teste de Kruskal-Wallis foi utilizado para dados não-paramétricos. Gráficos de caixa (Box plots) foram gerados para visualizar a distribuição do teor de lipídios em cada grupo.

Os dados de percentual de lipídios na dieta, por serem dados de proporção (contidos no intervalo de 0 a 100%), podem violar os pressupostos de normalidade e

homogeneidade de variâncias exigidos por testes paramétricos, como a ANOVA. Para estabilizar a variância e aproximar os dados da distribuição normal, foi aplicada a transformação arcseno da raiz quadrada (Pinheiro *et al.*, 2023).

$$Y' = \arcsen\left(\sqrt{\frac{p}{100}}\right)$$

Onde:

p = é a proporção original (um valor entre 0 e 100);

Y' = é o valor transformado.

Todas as análises estatísticas inferenciais subsequentes (e.g., Teste de Levene, ANOVA) foram realizadas utilizando esta variável transformada. No entanto, para facilitar a interpretação, os resultados descritivos nos textos e gráficos (e.g., médias, desvios padrão) são apresentados na escala original de porcentagem.

Para determinar a influência conjunta do habitat, modo de forrageamento, tipo de termorregulação e relações filogenéticas sobre o conteúdo de lipídios na dieta dos lagartos (Objetivo e), foram construídos Modelos de Mínimos Quadrados Generalizados Filogenéticos (PGLS) utilizando o pacote *phylolm* (Lam e Ho, 2025) no R. Esses modelos permitiram incorporar a estrutura filogenética das espécies (utilizando uma matriz de covariância filogenética) como um fator de correção para a não independência dos dados devido à história evolutiva compartilhada. O teor de lipídios na dieta (em porcentagem) foi a variável resposta, enquanto o habitat (categórica), modo de forrageamento (categórica) e tipo de termorregulação (categórica) foram incluídas como variáveis preditoras fixas. A interação entre as variáveis preditoras também foi explorada para identificar efeitos combinados. A seleção do melhor modelo foi realizada com base no Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc).

Resultados

Para investigar a ecologia trófica dos lagartos, compilamos um banco de dados abrangendo 62 espécies de 4 infraordens e 14 famílias. As informações sobre a composição da dieta foram extraídas de 57 publicações científicas. Para contextualizar esses dados tróficos, integramos variáveis ecológicas chave, como habitat, modo de forrageamento e preferências térmicas a partir de bases de dados consolidadas, complementando informações ausentes com dados dos próprios artigos de dieta.

Um passo fundamental para a análise do conteúdo lipídico foi a criação de modelos de calibração para estimar o peso seco das presas. Para isso, mensuramos um total de 351 artrópodes de 14 ordens taxonômicas. A amostragem foi particularmente robusta para presas comuns na dieta de lagartos, como Hymenoptera (Formicidae; $n = 87$), Hymenoptera (não Formicidae; $n = 24$), Coleoptera ($n = 70$) e Arachnida ($n = 68$), garantindo uma base sólida para as regressões. Ordens com baixa representatividade, como Dermaptera ($n = 4$), Diptera ($n = 3$), Larvas ($n = 3$) e Mantodea ($n = 3$), tiveram modelos ajustados, mas seus resultados devem ser interpretados com cautela. Já Lepidoptera ($n = 2$), Isoptera ($n = 1$) e Neuroptera ($n = 1$) foram excluídas por não atingirem o número mínimo de observações ($n < 3$).

A análise dos modelos revelou padrões consistentes e informativos (Tabela 1). O peso úmido mostrou-se o preditor mais eficiente para 11 das 13 ordens modeladas. Entretanto, os modelos que utilizam o volume também demonstraram um forte poder preditivo. Para ordens chave na dieta, como Coleoptera ($R^2=0,94$), Hemiptera ($R^2=0,93$) e Blattodea ($R^2=0,99$), os coeficientes de determinação para os modelos de volume foram altos, indicando uma relação forte e confiável. Além disso, o modelo do tipo potência ($y = a.x^b$) foi o que melhor descreveu a relação entre variáveis na maioria dos casos (10 das 13 ordens), evidenciando uma relação alométrica robusta entre as medidas corporais e o peso seco. A qualidade do ajuste, expressa pelos valores de R^2 , foi particularmente alta (frequentemente $> 0,90$) para as ordens com maior representatividade, conferindo elevada confiabilidade às estimativas de peso seco que foram empregadas nas análises de dieta subsequentes.

Com os modelos de regressão devidamente validados, o passo seguinte foi aplicá-los para estimar o peso seco dos itens de presas da dieta que não foram diretamente mensurados. A grande maioria das estimativas foi realizada utilizando os modelos baseados em volume, o que reflete a maior disponibilidade desta variável nos dados de conteúdo estomacal. As ordens Arachnida e Orthoptera foram as que mais demandaram o uso dos modelos de regressão, com 54 itens imputados para cada uma, enquanto as demais ordens apresentaram menor número de itens estimados, seja pela menor frequência nos conteúdos estomacais, seja pela disponibilidade de medidas diretas de peso seco.

Tabela 1 - Parâmetros e métricas de ajuste dos modelos de regressão utilizados para estimar o peso seco (g) de diferentes ordens de artrópodes. As estimativas foram baseadas em duas variáveis preditoras: peso úmido (Peso U., em mg) e volume (em mm³). Os modelos testados incluíram regressões linear, de potência e exponencial. A tabela apresenta o tamanho da amostra utilizada para cada modelo (n), a fórmula da equação de melhor ajuste, o coeficiente de determinação (R²) e o Erro Quadrático Médio Raiz (RMSE).

Ordem	Preditor	n	Modelo	Fórmula	R ²	RMSE
Hymenoptera (Formicidae)	Peso U.	87	Potência	$y = 1,0595 x^{0,8509}$	0,96	1,25
Hymenoptera (Formicidae)	Volume	87	Potência	$y = 3,3848 x^{0,2768}$	0,30	5,61
Coleoptera	Peso U.	70	Potência	$y = 0,9915 x^{0,8993}$	0,89	31,09
Coleoptera	Volume	69	Potência	$y = 0,7288 x^{0,8595}$	0,94	23,77
Arachnida	Peso U.	68	Potência	$y = 0,7833 x^{0,9273}$	0,87	39,66
Arachnida	Volume	67	Potência	$y = 1,2854 x^{0,8295}$	0,70	61,26
Hemiptera	Peso U.	30	Linear	$y = 0,5987 x + 0,7616$	0,92	17,73
Hemiptera	Volume	30	Potência	$y = 0,1925 x^{1,0462}$	0,93	17,50
Hymenoptera (não Formicidae)	Peso U.	24	Potência	$y = 0,3749 x^{1,1371}$	0,93	13,42
Hymenoptera (não Formicidae)	Volume	24	Linear	$y = 0,4338 x + 7,1174$	0,81	22,19
Orthoptera	Peso U.	16	Potência	$y = 7,1653 x^{0,5243}$	0,72	27,49
Orthoptera	Volume	16	Potência	$y = 3,2189 x^{0,6563}$	0,60	32,89
Blattodea	Peso U.	15	Potência	$y = 0,1407 x^{1,1826}$	0,98	75,86
Blattodea	Volume	15	Potência	$y = 0,4931 x^{0,9534}$	0,99	66,70
Diplopoda	Peso U.	10	Potência	$y = 7,9040 x^{0,5837}$	0,60	79,52
Diplopoda	Volume	10	Potência	$y = 6,8260 x^{0,5446}$	0,67	71,44
Chilopoda	Peso U.	6	Potência	$y = 0,3011 x^{1,0891}$	0,98	7,73
Chilopoda	Volume	6	Potência	$y = 0,0788 x^{1,2623}$	0,89	16,36
Dermaptera	Peso U.	4	Linear	$y = 0,3916 x + 3,9347$	0,95	0,80
Dermaptera	Volume	4	Potência	$y = 0,0398 x^{1,6440}$	0,93	0,94
Diptera	Peso U.	3	Exponencial	$y = 2,3868 e^{(0,0520x)}$	0,74	2,27
Diptera	Volume	3	Exponencial	$y = 6,3024 e^{(0,0106x)}$	1,00	0,11
Larva	Peso U.	3	Potência	$y = 2,8744 x^{0,6437}$	0,99	11,32
Larva	Volume	3	Potência	$y = 2,4087 x^{0,6600}$	1,00	2,28
Mantodea	Peso U.	3	Potência	$y = 0,0050 x^{2,0058}$	0,77	17,12
Mantodea	Volume	3	Exponencial	$y = 22,9450 e^{(0,0052x)}$	0,98	5,07

A análise da composição da dieta revelou uma notável diversidade de estratégias alimentares entre as espécies de lagartos. Uma Análise de Componentes Principais (PCA) (Figura 1) resumiu essa variação, com os dois primeiros eixos explicando 33,06% da variação total (PC1 = 19%; PC2 = 14,06%). O primeiro eixo (PC1) claramente segregou as espécies ao longo de um gradiente de especialização trófica: de um lado, espécies com alto consumo de formigas (Formicidae) e, do outro, espécies com dietas generalistas, que consomem uma ampla variedade de presas como Coleóptera, Orthoptera e Arachnida. O segundo eixo (PC2) refinou essa ordenação, diferenciando espécies com base no consumo de cupins (Isoptera) em oposição àquelas que predam ortópteros.

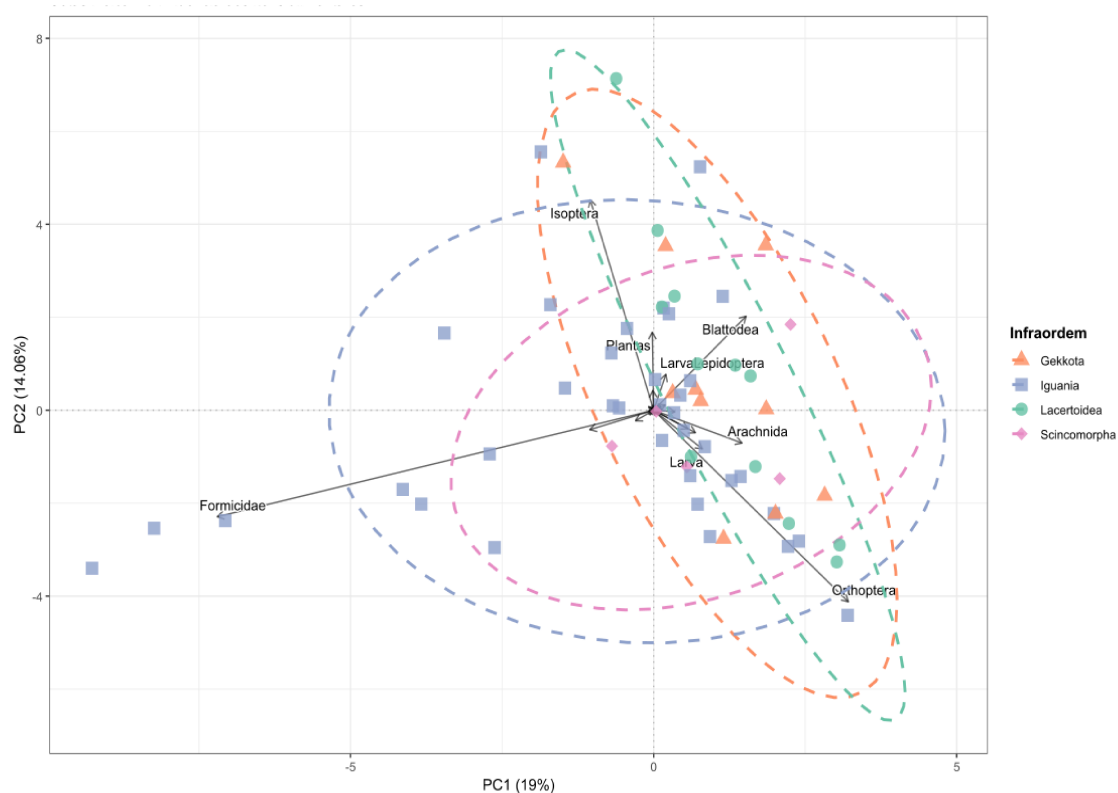


Figura 1 - Análise de Componentes Principais (PCA) da dieta das espécies de lagartos. Os pontos representam as espécies, codificados por cor e forma de acordo com a infraordem. As setas indicam a influência relativa de cada categoria de presa sobre os eixos da ordenação.

Corroborando os padrões da PCA, a análise de agrupamento (UPGMA, distância de Bray-Curtis) revelou a existência de guildas tróficas bem definidas (Figura 2). Um padrão marcante foi a segregação de um cluster na região superior, composto por *Kentropyx calcarata* e *Ameiva ameiva*. Sua dieta, focada no consumo de aranhas e ortópteros, os posiciona de forma isolada no dendrograma e na extremidade inferior do eixo PC2. Em forte contraste, um grande agrupamento central congregou espécies generalistas de múltiplas infraordens (Iguania, Lacertoidea, Scincomorpha), caracterizadas por uma dieta diversificada e alta sobreposição de nicho. Finalmente, a análise também identificou outros grupos de especialistas, como o cluster coeso de mirmecófagos (e.g., *Plica umbra*, *Agama aculeata*), que ocupam um espaço dietético distinto, validando o gradiente de especialização observado.

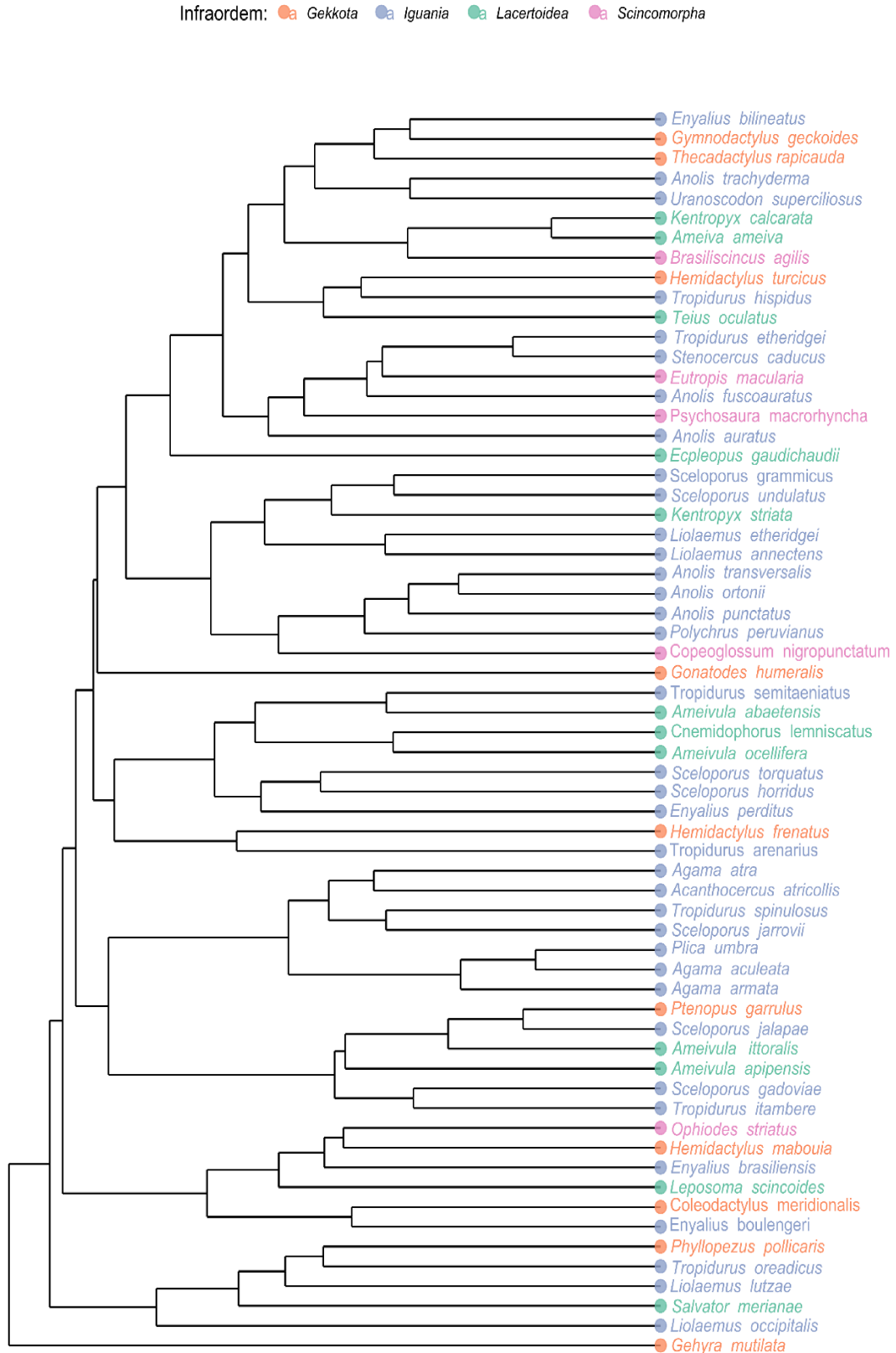


Figura 2 Dendrograma de Similaridade da dieta das espécies de lagartos, com base no coeficiente de distância de Bray-Curtis e método de clusterização UPGMA.

As análises referentes aos objetivos b, c e d avaliaram o efeito isolado do habitat, do modo de forrageamento e da estratégia de termorregulação sobre o percentual de lipídios na dieta dos lagartos (Tabela 2). Foi detectada diferença estatisticamente significativa entre os tipos de habitat (ANOVA: $F_{2,59} = 5,87$; $p = 0,005$), enquanto não foram observadas diferenças significativas em função do modo de forrageamento (Kruskal–Wallis: $H^2 = 0,69$; $p = 0,71$) nem da estratégia de termorregulação (Kruskal–Wallis: $H^2 = 1,46$; $p = 0,48$). Esses resultados estão sintetizados na Tabela 2 e são detalhados a seguir.

Tabela 2- *Resumo das análises comparativas do percentual de lipídios na dieta de lagartos em relação a diferentes fatores ecológicos e comportamentais. As médias e desvios padrão (DP) são apresentados com base nos dados originais, mas os resultados estatísticos foram obtidos a partir das análises com os dados transformados (arcseno da raiz quadrada). P-valores significativos ($p < 0,05$) estão em negrito.*

Fator Analisado	Grupos	N	Média ± DP (%)	Teste Estatístico	Estatística	Valor-p
Habitat	Aberto	22	15,2 ± 3,1	ANOVA	$F_{2,59} = 5,87$	0,005
	Florestal	31	14,8 ± 2,9			
	Misto	9	12,5 ± 1,5			
Modo de Forrageamento	Ativo	18	14,9 ± 3,5	Kruskal-Wallis	$H^2 = 0,69$	0,71
	Senta-Espera	35	14,5 ± 2,8			
	Misto	9	15,1 ± 1,8			
Termorregulação	Ativo	22	15,3 ± 3,0	Kruskal-Wallis	$H^2 = 1,46$	0,48
	Termoconformista	31	14,7 ± 2,5			
	Misto	9	14,9 ± 2,1			

A premissa de homogeneidade de variâncias foi atendida (Teste de Levene, $F_{2,59} = 1,05$, $p = 0,358$), mas a de normalidade foi violada (Teste de Shapiro-Wilk, $p < 0,05$). Optou-se por prosseguir com a Análise de Variância (ANOVA) devido à sua robustez. A ANOVA revelou um efeito global estatisticamente significativo do habitat sobre o conteúdo de lipídios na dieta (Figura 3). As comparações múltiplas com o teste post-hoc de Tukey HSD indicaram que o habitat Misto apresentou um teor de lipídios significativamente diferente tanto do habitat Aberto ($p = 0,033$) quanto do Florestal ($p = 0,005$). Não foi encontrada diferença significativa entre os habitats Aberto e Florestal ($p = 0,65$).

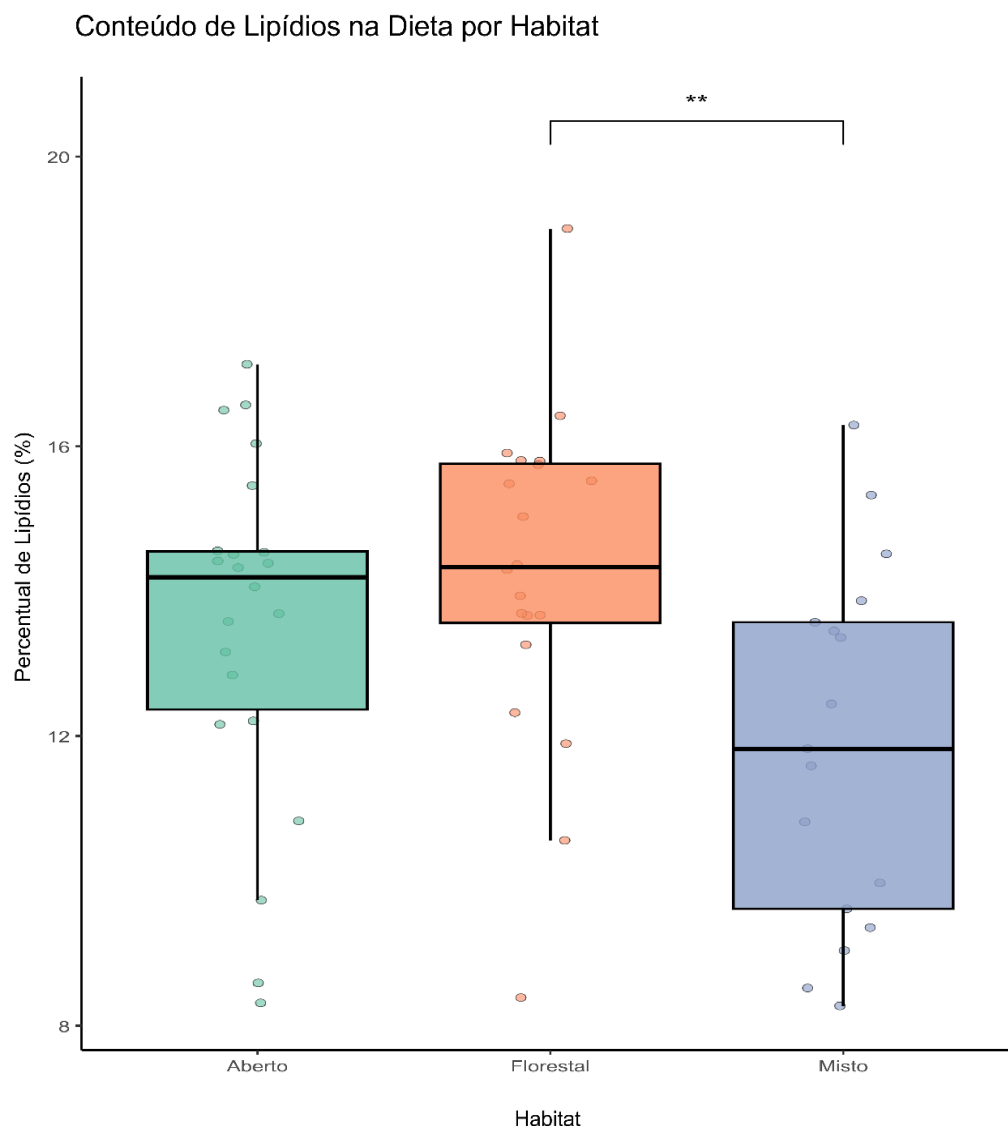


Figura 3- Percentual de lipídios na dieta de acordo com o tipo de habitat. Os pontos representam amostras individuais. A barra com asteriscos (**) denota uma diferença significativa ($p < 0,01$) entre os habitats Florestal e Misto, determinada pelo teste de Tukey HSD.

A análise da influência do modo de forrageamento sobre a dieta lipídica foi realizada após a transformação arcseno da raiz quadrada dos dados de percentual de lipídios. A verificação dos pressupostos revelou que a premissa de homogeneidade de variâncias foi atendida (Teste de Levene, $p = 0,68$), no entanto, a normalidade não foi alcançada para todos os grupos (Teste de Shapiro-Wilk, $p < 0,05$). Diante disso, optou-se pelo teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis. O resultado do teste indicou ausência de diferença estatisticamente significativa no conteúdo de lipídios entre os grupos analisados ($H = 0,69$; $gl = 2$; $p = 0,71$) (Figura 4). Isso sugere que, para as espécies

analisadas, a estratégia de forrageamento (ativo, senta-espera ou misto) não é um fator determinante na quantidade de lipídios consumida.

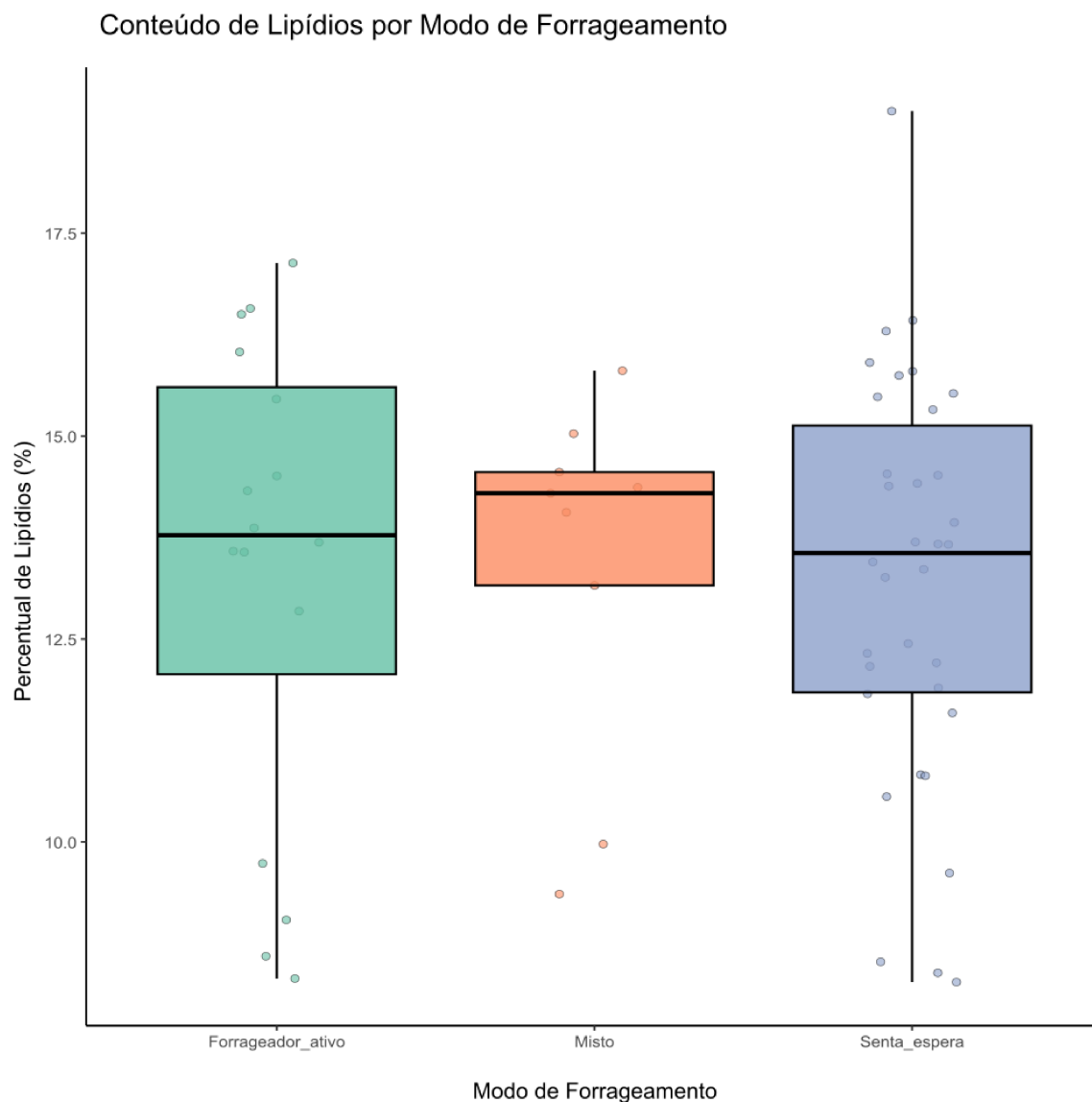


Figura 4 - Conteúdo de lipídios na dieta por modo de forrageamento. Os tamanhos amostrais foram: Forrageador ativo ($n = 16$), Misto ($n = 9$) e Senta espera ($n = 34$). Não foi detectada diferença estatisticamente significativa entre os grupos..

A influência do tipo de termorregulação sobre o percentual de lipídios na dieta também foi investigada. Devido à violação do pressuposto de normalidade dos dados em um dos grupos, a análise foi conduzida utilizando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. O teste não indicou diferenças estatisticamente significativas no teor de

lipídios entre os diferentes tipos de termorreguladores ($H = 1,46$; $gl = 2$; $p = 0,48$) (Figura 5).

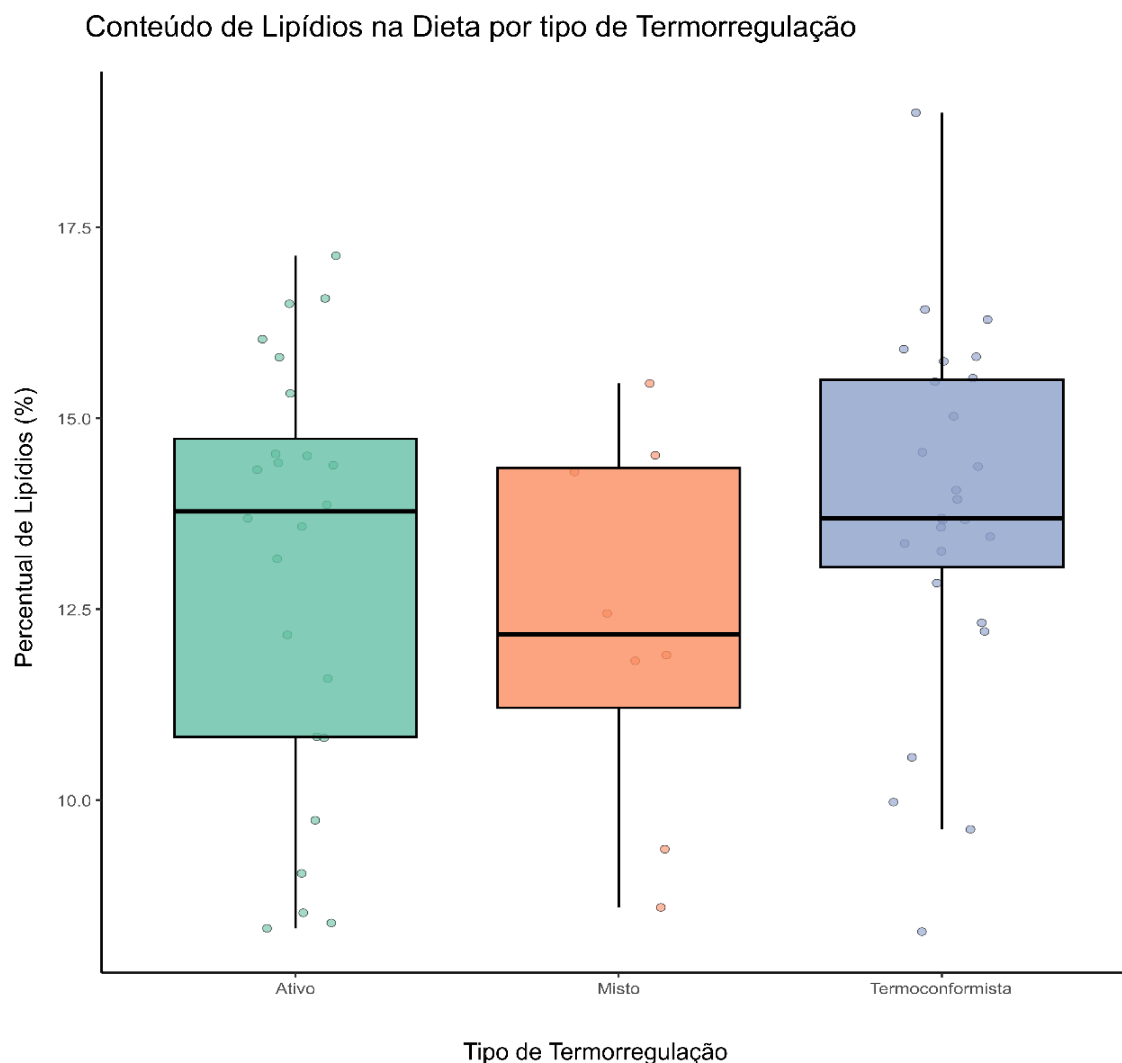


Figura 5 - Comparação do percentual de lipídios na dieta por tipo de termorregulação. Não foi encontrada diferença estatisticamente significativa entre os grupos, conforme indicado pelo teste de Kruskal-Wallis ($p = 0,48$).

A seleção de modelos filogenéticos foi baseada no Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), comparando um conjunto de modelos candidatos que incluiu o modelo nulo (apenas intercepto), modelos univariados contendo separadamente habitat, modo de forrageamento ou estratégia de termorregulação, e um modelo aditivo completo contendo simultaneamente todas as variáveis preditoras (**Tabela 3**). O modelo contendo apenas o habitat apresentou o menor valor de AICc e foi claramente o mais

parcimonioso, com peso de Akaike elevado ($w_i = 0,90$). Todos os demais modelos apresentaram suporte substancialmente inferior ($\Delta AICc \geq 5,2$), incluindo o modelo aditivo completo, indicando que a inclusão conjunta das variáveis não melhorou o poder explicativo em relação ao modelo univariado de habitat.

Tabela 3 - Resultados da seleção de modelos baseada no Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc) para os modelos PGLS que predizem o conteúdo de lipídios na dieta.

Modelo	K¹	AICc	$\Delta AICc^2$	w_i^3
Habitat	5	-209,48	0	0,90
Nulo	3	-204,28	5,2	0,07
Termorregulação	5	-201,62	7,86	0,02
Forrageamento	5	-200,08	9,4	0,01
Completo aditivo	9	-199,79	9,7	0,01

¹ K: Número de parâmetros do modelo.

² $\Delta AICc$ = Diferença entre o AICc do modelo e o AICc do melhor modelo.

³ w_i : Peso de Akaike, a probabilidade relativa do modelo ser o melhor do conjunto.

A análise detalhada deste melhor modelo (lipídios ~ habitat) revelou um sinal filogenético (λ) praticamente nulo ($\lambda \approx 1 \times 10^{-7}$). Este resultado indica que a variação no teor de lipídios é mais bem explicada por fatores ecológicos atuais do que pela história evolutiva compartilhada entre as espécies. O modelo confirmou que o habitat Misto está associado a um teor de lipídios significativamente inferior ao do habitat de referência "Aberto" ($\beta = -0,026$, $p = 0,038$). Não foi encontrada diferença significativa entre os habitats "Florestal" e "Aberto" ($p = 0,26$) (Tabela 4).

Tabela 4 – Coeficientes do melhor modelo PGLS, que descreve a relação entre o tipo de habitat e o teor de lipídios na dieta (variável transformada). O modelo foi selecionado com base no AICc (ver Tabela 3).

Parâmetro	Estimativa (β)	Erro Padrão	Valor-t	p-valor
Intercepto	0,372	0,008	44,89	< 0,001
Habitat (Florestal)	0,013	0,012	1,15	256
Habitat (Misto)	-0,026	0,012	-2,12	0,038

Para explorar a variação do teor de lipídios no contexto evolutivo, foi realizado um mapeamento de caráter contínuo (contMap) sobre a filogenia das espécies analisadas (Figura 6). A distribuição das cores ao longo da árvore não evidencia um padrão filogenético fortemente agrupado, o que reforça visualmente o fraco sinal filogenético estimado pelo modelo PGLS ($\lambda = 0,13$).

Embora a estrutura filogenética geral seja pouco pronunciada, algumas tendências dentro de determinados clados podem ser observadas. O grupo que inclui o gênero *Sceloporus* (Iguania), por exemplo, apresenta predominantemente valores mais baixos de lipídios (próximos a 8%), evidenciados por ramos em tons de azul. Em contraste, a maioria das espécies do gênero *Anolis* (Iguania) incluídas nesta análise concentra-se em valores mais altos, chegando a 19% de lipídios na dieta, representados em ramos em tons de amarelo, laranja e vermelho. A alternância de valores elevados e reduzidos ao longo de linhagens distantes sugere que o teor de lipídios na dieta é uma característica ecologicamente lábil, com múltiplas transições evolutivas independentes, em vez de um traço fortemente conservado ao longo da história evolutiva do grupo.

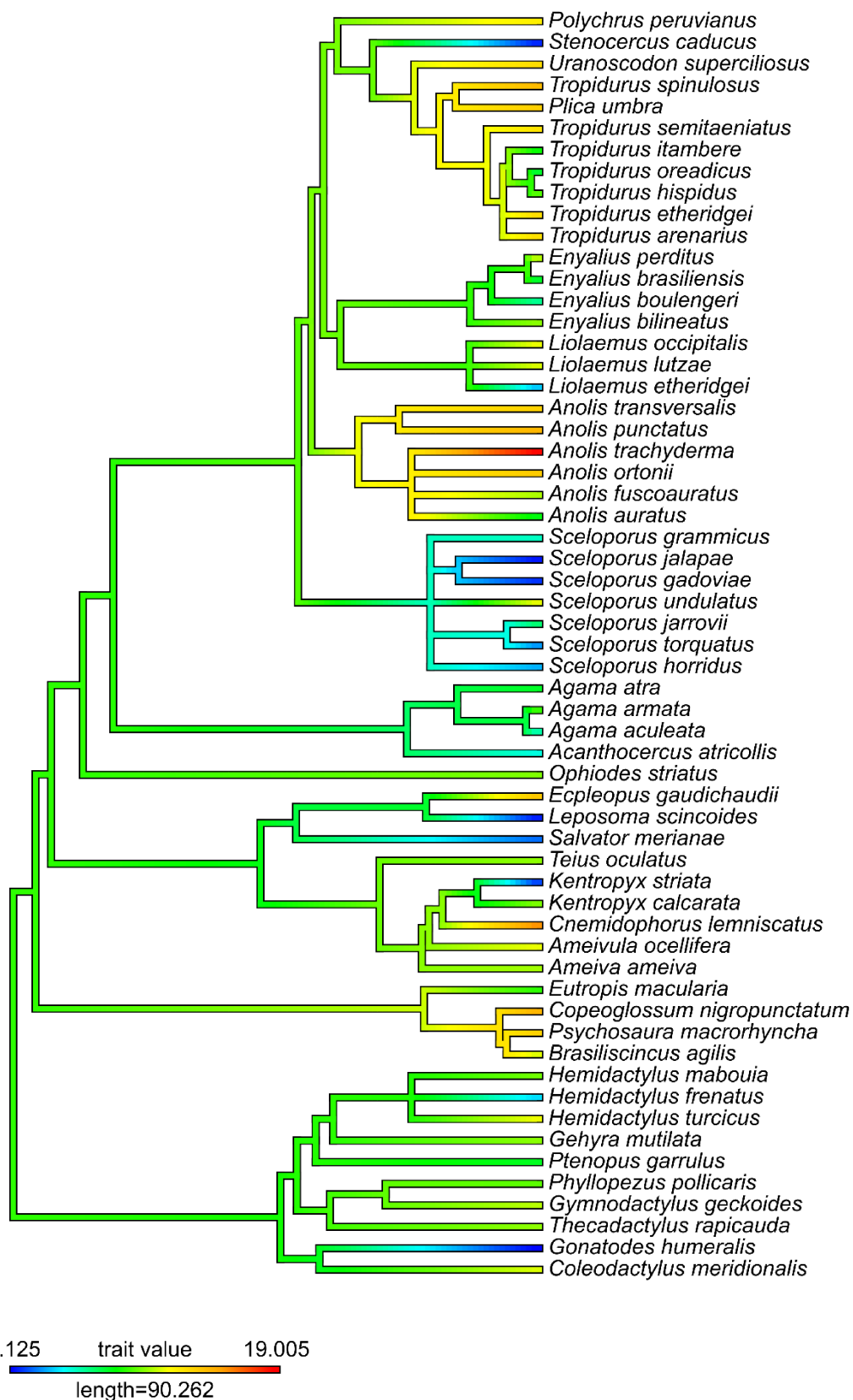


Figura 6 - Mapeamento contínuo (contMap) da evolução do teor de lipídios na dieta sobre a filogenia das espécies de lagartos analisadas. As cores dos ramos representam o estado ancestral reconstruído para o percentual de lipídios, variando de valores baixos (azul e verde) a valores altos (laranja e vermelho), conforme a escala de cores. O gráfico ilustra a distribuição do teor de lipídios através das linhagens evolutivas.

Discussão

O presente trabalho teve como objetivo testar a hipótese de que a diversificação dietética dos Iguania, possivelmente associada à redução da quimiodeteção, poderia ter representado uma adaptação energeticamente econômica (dieta pobre em lipídios) capaz de facilitar a colonização de ambientes florestais. Embora tenhamos confirmado a excepcional plasticidade trófica desse clado, evidenciada pela ampla dispersão de suas espécies no espaço da PCA (Figura 1) e coerente com décadas de estudos que destacam sua diversidade ecológica (Pianka & Vitt, 2003), nossos resultados revelam uma relação muito mais complexa: o teor lipídico da dieta não parece ser determinado de forma direta nem pelo tipo de habitat, nem pelo modo de forrageamento, nem pelas estratégias de termorregulação em escala macroevolutiva.

Propomos que, em Iguania, a redução funcional do órgão vomeronasal (OVN) (Baeckens et al., 2017; Kaczmarek et al., 2020) não constitui meramente uma “deficiência” sensorial, mas sim um marco adaptativo importante, que deslocou o predador de uma dimensão prioritariamente quimiossensorial para uma visual. Diferentemente de Autarchoglossa, que dependem do OVN para detectar presas sedentárias ou escondidas por meio de sinais químicos não-voláteis (Franceschini, Lazzari e Ciani, 2000a), os Iguania teriam passado a caçar predominantemente por visão, o que explicaria a adoção de estratégias oportunistas e a diversificação de presas observadas em nossa PCA.

Essa mudança no sistema sensorial não afetou apenas a detecção de presas, mas também uma segunda consequência profunda: ao perderem a capacidade de quimiodeteção, os Iguania tornaram-se “cegos” às defesas químicas que alguns grupos de artrópodes desenvolveram ao longo da evolução. Muitos artrópodes, notavelmente grupos como Coleoptera (besouros) e Hymenoptera (formigas), evoluíram defesas baseadas na produção de compostos impalatáveis ou tóxicos (Dossey, 2011; Touchard et al., 2016). Em predadores que dependem do OVN, como os lagartos Autarchoglossa, esses sinais químicos de advertência podem ser detectados antes ou durante a captura, levando à rejeição da presa (Pianka, 2006; Gregorovičová e Černíková, 2015). Em estudos experimentais, Gregorovičová e Černíková (2015) confirmam que lagartos Autarchoglossa, como *Lacerta viridis*, exibem fortes reações aversivas às secreções

defensivas de insetos, como aldeídos de percevejos. Apontando que a defesa química é um impedimento real e eficaz contra predadores que dependem do OVN.

Já um Iguania, operando primariamente pela visão, pode atacar e subjugar um besouro quimicamente defendido antes que seu sistema gustativo (na boca) tivesse a chance de processar a informação de impalatabilidade. Estudos clássicos mostram que lagartos do clado Iguania consomem em grande quantidade formigas, outros himenópteros e coleópteros, itens muitas vezes pouco aproveitados por demais lagartos do clado Toxicofera (Vitt *et al.*, 2003). Nossos testes de agrupamento ilustram bem isso, destacando espécies como *Plica umbra*, *Agama aculeata* como dieta mirmecófagas.

Assim, nossos resultados fornecem um forte suporte para a primeira parte da nossa hipótese: a plasticidade trófica é uma característica fundamental dos Iguania, provavelmente enraizada em sua história sensorial, e que lhes confere a versatilidade ecológica necessária para colonizar novos ambientes. No entanto, embora a origem sensorial da plasticidade trófica esteja bem suportada, a hipótese quanto à implicação funcional, de que uma dieta com baixo teor de lipídios, surgida como consequência da redução quimiossensorial, teria conferido uma vantagem para a colonização de florestas, revelou-se mais ambígua e refutada pelos dados. A refutação mais direta da hipótese central veio da análise que comparou o conteúdo lipídico entre diferentes habitats. Contrariamente à premissa de que ambientes florestais exigiriam uma dieta de menor custo energético, não encontramos diferença significativa no percentual de lipídios consumidos por lagartos de habitats Florestal e Aberto. Surpreendentemente, o único efeito significativo detectado foi o menor teor de lipídios em habitats Mistos—definidos aqui como aqueles utilizados por espécies que exploram tanto áreas abertas quanto florestais—em comparação tanto com os florestais quanto com os abertos, um padrão que não se alinha a uma simples teoria de compensação energética relacionada à termorregulação.

Diante desses resultados, a explicação mais parcimoniosa é que o teor lipídico da dieta dos lagartos não reflete uma estratégia fisiológica de economia energética, mas sim, a disponibilidade local de presas. Sendo predadores ecologicamente versáteis, como demonstrado por nossa análise de PCA, os Iguania são fundamentalmente oportunistas. Portanto, a ausência de uma diferença clara entre habitats florestais e

abertos pode simplesmente indicar que a fauna de artrópodes nesses dois macro-habitats não difere substancialmente em seu perfil lipídico médio. Sob essa ótica, o intrigante baixo teor de lipídios em habitats Mistos ganha um suporte ecológico robusto. Sabe-se que a disponibilidade e a composição de presas de artrópodes são afetadas por efeitos de borda em ecótonos (Smedt, De *et al.*, 2019; Uhey *et al.*, 2024). Estudos demonstram que essas zonas de transição podem abrigar não apenas uma maior abundância geral de artrópodes, mas também comunidades com composições distintas (Boetzl, Schneider e Krauss, 2016; Van Wilgenburg, Mazerolle e Hobson, 2001). Um exemplo particularmente relevante é a resposta de diferentes guildas tróficas de besouros, onde predadores e xilófagos podem ser mais comuns na borda, enquanto micófagos e fitófagos predominam no interior da floresta (Didham *et al.*, 1998). Como estas diferentes guildas de presas possuem perfis nutricionais distintos, é altamente plausível que a comunidade de presas disponível no ecótono "Misto" seja, em média, mais pobre em lipídios, ou que a maior complexidade estrutural force os lagartos a consumir presas menores e menos energéticas.

Adicionalmente, é crucial reconhecer que nossa análise focou no percentual de lipídios, uma medida da qualidade da dieta, mas não na ingestão energética total. É plausível que lagartos em ambientes com baixa incidência solar, como florestas, possam alcançar seu balanço energético não pela seleção de presas com um perfil lipídico específico, mas por compensação em biomassa, ou seja, consumindo um volume maior de presas ou presas individualmente maiores. Futuros estudos que estimem a massa seca total ingerida por indivíduo seriam essenciais para testar esta hipótese e fornecer um quadro mais completo das estratégias energéticas.

Outra limitação central deste estudo, que pode explicar a ausência de padrões claros, está na ampla categorização da variável Habitat. A categoria 'Florestal', em particular, reuniu espécies provenientes de biomas que, sob a perspectiva da termorregulação dos lagartos, são funcionalmente opostos. De um lado, as florestas tropicais, com dossel perene, denso e fechado, mantêm um sub-bosque permanentemente sombreado, configurando um ambiente termicamente restritivo, com oportunidades bastante limitadas de aquecimento por radiação solar direta (Spicer, Mellor e Carson, 2020). Em contraste, as florestas temperadas, em geral decíduas, apresentam fenologia sazonal. A queda das folhas promove uma abertura temporária do

dossel, permitindo que grande quantidade de radiação solar atinja o solo. Nesse período, a floresta temperada torna-se termicamente favorável, oferecendo condições semelhantes às de ambientes abertos. (Roberts *et al.*, 2015; Spicer, Mellor e Carson, 2020) A inclusão de espécies desses dois regimes térmicos em uma mesma categoria ‘Florestal’ introduz uma heterogeneidade significativa, capaz de mascarar padrões ecológicos mais finos. Esse mesmo princípio de simplificação aplica-se, em diferentes graus, às demais categorias: a designação ‘Aberto’ abrange desde desertos rochosos até savanas gramíneas, cada qual com estruturas ambientais e comunidades de presas particulares; já ‘Misto’, conforme adotado neste estudo, é por definição heterogêneo, englobando uma variedade de ecótonos e mosaicos ambientais. Assim, análises futuras que incorporem variáveis ambientais contínuas (e.g., precipitação, temperatura média, índice de vegetação) em substituição a categorias amplas poderão revelar relações mais sutis entre o ambiente e a ecologia trófica dos lagartos.

Do mesmo modo, não encontramos diferenças significativas no teor de lipídios associadas ao modo de forrageamento ou à estratégia de termorregulação. Isso indica que, independentemente de serem forrageadores ativos, mistos ou senta-espera, ou de apresentarem estratégias de termorregulação distintas, as espécies de lagartos analisadas consomem presas com teor lipídico médio semelhante. Este achado desafia nossas previsões derivadas do paradigma clássico da ecologia de lagartos, que postula uma dicotomia fundamental entre predadores senta-espera e forrageadores ativos (Huey *et al.*, 1981; Pianka & Vitt, 2003). A teoria prevê que essas estratégias representam síndromes coevoluídas de traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais. Por exemplo, forrageadores ativos, com seu maior gasto energético diário, poderiam selecionar presas de maior valor calórico para sustentar seu metabolismo elevado. Alternativamente, as presas sedentárias que eles tipicamente encontram (e.g., larvas, cupins) são frequentemente ricas em lipídios (Lease e Wolf, 2011). A ausência de qualquer diferença no conteúdo lipídico entre os grupos sugere que essa dicotomia, embora fundamental para muitos aspectos da ecologia dos lagartos, não se traduz diretamente em uma diferenciação no perfil lipídico da dieta na escala macroevolutiva.

Uma possível explicação para esse padrão está na relativa homogeneidade nutricional das principais categorias de presas consumidas. Artrópodes terrestres, que compõem a base alimentar predominante para a maioria das espécies, apresentam teores

lipídicos médios relativamente semelhantes quando analisados em grupos taxonômicos amplos. Estudos como o de Razeng & Watson (2015) mostram que, apesar de variações em nível intraespecífico, estágio de desenvolvimento (ex.: larvas versus adultos) e microhabitat, a média lipídica entre ordens de insetos geralmente se mantém dentro de uma faixa estreita (cerca de 10–25% do peso seco) (Ordoñez-Araque, Quishpillo-Miranda e Ramos-Guerrero, 2022; Razeng e Watson, 2015). Essa sobreposição dificulta a detecção de padrões claros quando as presas são analisadas de forma agregada, como frequentemente ocorre em bases de dados derivadas de meta-análises. Essa homogeneidade nutricional sugere que, independentemente de diferenças comportamentais como o modo de forrageamento ou a estratégia de termorregulação, os lagartos tendem a consumir presas com perfis lipídicos semelhantes em média. Consequentemente, a composição lipídica da dieta parece ser mais influenciada pela disponibilidade geral de artrópodes com características nutricionais convergentes em macroescala do que por adaptações específicas associadas a cada síndrome ecológica.

A ausência de um efeito significativo do modo de forrageamento sobre o conteúdo lipídico da dieta pode ser interpretada à luz da forma como esse atributo foi categorizado neste estudo. De forma análoga à categorização de 'Habitat', a classificação do modo de forrageamento em categorias discretas (Ativo, Misto, Senta-espera) é uma simplificação de um espectro comportamental contínuo. Evidência empírica demonstra que o comportamento de forrageamento de um lagarto individual é altamente plástico e dependente do contexto (Verwajen e Damme, Van, 2008). Muitas espécies exibem flexibilidade em suas táticas dependendo da estação do ano, da idade ou do tipo de microhabitats, e essa variabilidade intragrupo pode introduzir um ruído estatístico que mascara padrões mais fracos. Por exemplo, *Platysaurus broadleyi* demonstrou alteração no seu modo de forrageamento dependendo da fonte de alimento disponível: emboscava insetos móveis (comportamento clássico de senta-espera), mas buscava ativamente figos estacionários sob as árvores (comportamento de forrageador ativo) (Greeff e Whiting, 2000). De forma semelhante, um estudo experimental de Eifler e Eifler (1999) com *Oligosoma grande* mostrou que, ao manipular a distribuição de presas de moscas grandes, as fêmeas passaram a adotar uma estratégia de busca com movimentos menos frequentes e de maior duração para capturar presas mais abundantes.

O mesmo princípio se aplica às estratégias de termorregulação. Em lagartos, a termorregulação não é uma dicotomia entre conformidade e regulação, mas um espectro contínuo. Em uma extremidade, os "termoconformistas" permitem que sua temperatura corporal flutue em sincronia com o ambiente. Na outra, os "termorreguladores ativos" mantêm ativamente uma temperatura corporal ótima e estável (Rocha *et al.*, 2009). Contudo, a grande maioria das espécies situa-se em posições intermediárias ao longo desse contínuo, empregando uma combinação complexa de mecanismos comportamentais e fisiológicos. Por exemplo, para otimizar a troca de calor, os lagartos empregam estratégias comportamentais: ajustam a seleção de microhabitats, modificam o período de atividade, alteram a postura corporal e alternam-se entre áreas de sol e sombra. Simultaneamente, modulam o fluxo sanguíneo periférico e realizam ajustes metabólicos precisos para manter a temperatura corporal dentro de faixas funcionais. (Huey e Slatkin, 1976; Huey e Pianka, 1981). Casos extremos, como o do teiú (*Salvator merianae*), reforçam ainda mais essa visão. Durante o período reprodutivo, esta espécie exibe endotermia facultativa por meio da ativação de mecanismos metabólicos específicos, ilustrando que a termorregulação é um espectro e não uma classificação binária (Tattersall *et al.*, 2016). Essa plasticidade térmica, somada à variabilidade ambiental e comportamental de cada indivíduo, representa um desafio para a identificação de padrões claros em estudos macroecológicos que utilizam categorias discretas, como as que adotamos nesta meta-análise.

Contrariamente à nossa hipótese central, os resultados deste estudo não sustentam a predição de que os Iguania evoluíram uma dieta distintamente pobre em lipídios como uma adaptação chave para a colonização de florestas. A ausência de um padrão claro no conteúdo lipídico da dieta quando analisado por modo de forrageamento, estratégia de termorregulação ou tipo de habitat indica que essas síndromes ecológicas não são os principais preditores da estratégia nutricional lipídica em uma escala macroevolutiva. Isso sugere que, em vez de convergir para uma estratégia única e "econômica", a composição lipídica da dieta é um traço altamente plástico.

Essa interpretação é fortemente corroborada pela nossa análise filogenética. O sinal filogenético praticamente nulo ($\lambda \approx 0$) revela que o teor lipídico é um traço ecologicamente lábil, livre das restrições da história evolutiva. Essa labilidade é

precisamente o que se esperaria de um traço moldado primariamente por pressões seletivas de escala local—como a composição da comunidade de presas—que sobrepujam a ancestralidade. Isso significa que o teor de lipídios na dieta de uma espécie de lagarto é quase inteiramente uma função do seu ambiente ecológico atual, com pouca ou nenhuma influência da sua ascendência evolutiva. Em outras palavras, espécies proximamente aparentadas que vivem em habitats diferentes podem divergir rapidamente no seu consumo de lipídios, enquanto espécies distantemente aparentadas em habitats semelhantes podem convergir para dietas com perfis lipídicos similares.

Além das limitações já discutidas, é importante destacar que uma meta-análise de grande escala, como a conduzida aqui, prioriza a detecção de padrões amplos em detrimento de detalhes finos. Embora a compilação de dados de dezenas de artigos seja uma estratégia robusta para testar hipóteses macroecológicas, ela inevitavelmente incorpora a heterogeneidade das fontes primárias. Os estudos originais foram realizados em diferentes localidades, períodos do ano e com metodologias distintas de amostragem e análise. Esse “ruído” estatístico, intrínseco ao conjunto de dados, pode atenuar ou mascarar correlações ecológicas reais, o que exige cautela na interpretação de resultados nulos.

Diante desse cenário, a agenda de pesquisa futura deve focar na superação dos gargalos metodológicos identificados nesta meta-análise. Para refinar a escala de observação e reduzir o ruído estatístico, sugere-se: (i) o controle rigoroso da ontogenia, isolando o efeito da dieta de juvenis e adultos; (ii) a substituição de categorias discretas de habitat por gradientes ambientais contínuos (e.g., NDVI ou temperatura média local); e (iii) a transição da análise de composição percentual para a estimativa da ingestão energética total (biomassa). Tais refinamentos permitirão discernir se a ausência de padrões aqui observada é uma propriedade biológica do clado ou um artefato da baixa resolução dos dados pretéritos, abrindo caminho para investigar hipóteses alternativas, como a vantagem adaptativa da resistência a toxinas de artrópodes.

Dentro dessa heterogeneidade, a variação ontogenética na dieta representa, possivelmente, a fonte de ruído mais significativa e não controlada em nosso estudo. É amplamente reconhecido que juvenis e adultos da mesma espécie de lagarto podem ter dietas drasticamente diferentes, um fenômeno impulsionado por fatores como uso

diferencial de micro-habitats, competição intraespecífica ou canibalismo (Shine, 1991; Pearson, Shine & How, 2002). Nesse sentido, a principal implicação para nossa análise é que muitos dos artigos de dieta utilizados na compilação não especificam a faixa etária dos indivíduos ou simplesmente agrupam todos os espécimes. Consequentemente, a "dieta" que atribuímos a uma espécie é, na verdade, uma média artificial que pode não representar fielmente nem a dieta dos juvenis, nem a dos adultos. Esse amálgama de diferentes nichos ontogenéticos (e, potencialmente, de diferenças entre sexos) dentro de um único ponto de dados por espécie aumenta a variância e pode ser um fator preponderante para ofuscar os padrões que buscávamos. A ausência de uma correlação clara entre habitat e conteúdo lipídico, por exemplo, poderia ser parcialmente explicada se os estudos em alguns habitats tivessem, por acaso, amostrado uma proporção maior de juvenis do que em outros.

Adicionalmente, uma outra fonte de plasticidade trófica em *Iguania* expõe os limites conceituais da nossa própria hipótese sensorial. Muitos iguanídeos de grande porte, como as iguanas-verdes (*Iguana iguana*) e as iguanas-de-cauda-espinhosa (*Ctenosaura* sp.), exibem uma notável mudança ontogenética para a herbivoria: são primariamente insetívoros quando juvenis e tornam-se predominantemente herbívoros quando adultos (Durtsche, 2000). Esta mudança não é impulsionada por uma alteração no sistema sensorial, mas por restrições fisiológicas e necessidades metabólicas que mudam com o tamanho corporal. Juvenis necessitam de uma dieta rica em proteína para o crescimento, enquanto adultos desenvolvem um trato digestivo grande o suficiente para abrigar a microflora simbiótica necessária para digerir matéria vegetal. Este padrão difundido demonstra que uma plasticidade trófica substancial existe no clado e é explicada por fatores de história de vida, independentemente da mudança no eixo sensorial OVN-visão.

Em síntese, os resultados desta dissertação oferecem uma resposta multifacetada e, em grande medida, desafiadora à nossa hipótese central. Em relação ao objetivo (a), confirmamos que a infraordem *Iguania* apresenta notável plasticidade trófica, com muitas espécies adotando dietas generalistas—um achado coerente com uma das premissas centrais da hipótese. No entanto, ao abordarmos as questões principais sobre a relação entre dieta e ambiente, os resultados não corroboraram as expectativas iniciais. Em resposta direta ao objetivo (b), não foram encontradas evidências de que lagartos de

ambientes florestais consumam dietas com menor teor de lipídios do que aqueles de ambientes abertos. As análises referentes aos objetivos (c), (d) e (e) reforçaram esse padrão: nem o modo de forrageamento, nem a estratégia de termorregulação, tampouco o tipo de habitat se mostrou preditores significativos do conteúdo lipídico da dieta, quando a história evolutiva das espécies foi incorporada ao modelo PGLS. O sinal filogenético praticamente nulo ($\lambda \approx 0$) reforça essa conclusão, indicando que o teor de lipídios é um traço evolutivamente não conservado, e que não é diretamente moldado pelos fatores ecológicos aqui testados.

Sendo assim, no contexto evolutivo dos Iguania, os resultados sugerem que a adoção de uma dieta com baixo teor de lipídeos saturados não é uma condição exclusiva ou adaptativa diretamente relacionada à colonização de florestas. Embora Iguania tenha exibido uma dieta ampla e diversificada, a ausência de padrões claros nos dados de lipídios enfraquece a hipótese de que a perda do órgão vomeronasal e a consequente redução na especialização química tenha resultado em uma dieta menos energética. Assim, embora a dieta generalista possa ter favorecido a versatilidade ecológica do grupo, não há evidências diretas de que isso se traduziu em menor ingestão de lipídios como estratégia adaptativa ao ambiente florestal.

Conclusão

Este trabalho partiu da premissa de que a reorganização recente da filogenia dos Squamata, ao posicionar Iguania como um clado derivado, implica que características tradicionalmente interpretadas como “ancestrais” devem ser reinterpretadas como reversões evolutivas. A hipótese central propôs que a perda secundária do órgão vomeronasal teria desencadeado uma cascata adaptativa, favorecendo a caça predominantemente visual e culminando em uma dieta de baixo teor lipídico, potencialmente relevante para a colonização de ambientes florestais. Contudo, os resultados obtidos não sustentam esse elo final da cadeia causal, indicando que a expansão dos Iguania para florestas não pode ser explicada por uma adaptação lipídica distintiva da dieta, ao menos na escala macroevolutiva considerada.

Os resultados deste estudo dissociam a trajetória sensorial-trófica dos Iguania da hipótese de otimização metabólica como mecanismo central para a ocupação de florestas. Apesar de a perda da quimiodetecção e a consequente plasticidade dietética constituírem marcos evolutivos relevantes do grupo, essa transição não resultou em uma assinatura lipídica conservada ao longo da filogenia. O conteúdo de lipídios na dieta mostrou-se um traço evolutivamente lábil, sem sinal filogenético detectável, sugerindo maior influência de pressões ecológicas locais do que de síndromes adaptativas amplas associadas ao macro-habitat.

Embora esses resultados refutem a hipótese originalmente proposta, eles devem ser interpretados considerando as limitações inerentes a análises em larga escala, especialmente aquelas que integram dados heterogêneos e empregam categorias discretas para descrever variáveis contínuas. Assim, a ausência de padrões detectáveis em macroescala não exclui a possibilidade de que mecanismos semelhantes operem em escalas ecológicas mais finas ou em contextos específicos.

Em síntese, a evolução dos Iguania e sua irradiação bem-sucedida em habitats florestais continuam a representar uma notável história de sucesso adaptativo. No entanto, este trabalho indica que a chave dessa história não reside na otimização de uma via metabólica específica, mas talvez no paradoxo de que uma "perda" sensorial tenha, na realidade, ampliado o leque de oportunidades ecológicas disponíveis ao grupo.

Referências

BAECKENS, S. *et al.* Evolutionary morphology of the lizard chemosensory system. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, 1 dez. 2017. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09415-7>

BAECKENS, Simon. Evolution of animal chemical communication: Insights from non-model species and phylogenetic comparative methods. **Belgian Journal of Zoology**, v. 149, n. 1, p. 63–93, 2019. <https://doi.org/10.26496/bjz.2019.31>

BAECKENS, S.; DAMME, R. VAN; COOPER, W. E. How phylogeny and foraging ecology drive the level of chemosensory exploration in lizards and snakes. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 30, n. 3, p. 627–640, 1 mar. 2017. <https://doi.org/10.1111/jeb.13032>

BELLIURE, J. *et al.* Covariation of Thermal Biology and Foraging Mode in Two Mediterranean Lacertid Lizards. **Source: Ecology**, v. 77, n. 4, p. 1163–1164, 1996. <https://doi.org/10.2307/2265585>

BOETZL, F. A.; SCHNEIDER, G.; KRAUSS, J. Asymmetric carabid beetle spillover between calcareous grasslands and coniferous forests. **Journal of Insect Conservation**, v. 20, n. 1, p. 49–57, 1 fev. 2016. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9838-6>

BURBRINK, F. T. *et al.* Interrogating Genomic-Scale Data for Squamata (Lizards, Snakes, and Amphisbaenians) Shows no Support for Key Traditional Morphological Relationships. **Systematic Biology**, v. 69, n. 3, p. 502–520, 1 maio 2020. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz062>

COOPER, W. E. Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on origin and its ecological and phylogenetic relationships. **Journal of Chemical Ecology**, v. 20, n. 2, p. 439–487, 1994. <https://doi.org/10.1007/BF02064449>

COOPER JR, William E. Evolution and function of lingual shape in lizards, with emphasis on elongation, extensibility, and chemical sampling. **Journal of Chemical Ecology**, v. 21, n. 4, p. 477–505, 1995. <https://doi.org/10.1007/BF02036744>

CRISP, M. D.; COOK, L. G. Phylogenetic niche conservatism: What are the underlying evolutionary and ecological causes? **New Phytologist**, v. 196, n. 3, p. 681–694, nov. 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x>

DE ASSIS, JANILSON PINHEIRO et al. Transformação de dados aplicada à estatística. 2023. <https://doi.org/10.46420/9786581460952>

DIAL, B. E.; SCHWENK, K. Olfaction and Predator Detection in *CoZeonyx brevis* (Squamata: Eublepharidae), With Comments on the Functional Significance of Buccal Pulsing in Geckos. **THE JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY**, v. 276, p. 415–424, 1996. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19961215\)276:6<415::AID-JEZ5>3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19961215)276:6<415::AID-JEZ5>3.0.CO;2-Q)

DIDHAM, R. K. *et al.* BEETLE SPECIES RESPONSES TO TROPICAL FOREST FRAGMENTATION. **Ecological Monographs**, v. 68, n. 3, p. 295–323, 1 ago. 1998. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1998\)068\[0295:BSRTTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0295:BSRTTF]2.0.CO;2)

DIELE-VIEGAS, L. M. *et al.* Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). **PLoS ONE**, v. 13, n. 3, 1 jul. 2019. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192834>

DOSSEY, A. T. Chemical Defenses of Insects: A Rich Resource for Chemical Biology in the Tropics. In: **Chemical biology of the tropics: An interdisciplinary approach**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, p. 27-5. 2011. https://doi.org/10.1007/978-3-642-19080-3_3

EIFLER, D. A.; EIFLER, M. A. The influence of prey distribution on the foraging strategy of the lizard *Oligosoma grande* (Reptilia: Scincidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 45, p. 397–402, 1999. <https://doi.org/10.1007/s002650050576>

ESTES, R.; QUEIROZ, K. DE; GAUTHIER, J. Phylogenetic Relationships within Squamata. **Phylogenetic relationships of the lizard familie**, v. 3, p. 119–281, 1988.

FILORAMO, N. I.; SCHWENK, K. The mechanism of chemical delivery to the vomeronasal organs in squamate reptiles: A comparative morphological approach. **Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology**, v. 311, n. 1, p. 20–34, 1 jan. 2009. <https://doi.org/10.1002/jez.492>

FRANCESCHINI, Valeria; LAZZARI, Maurizio; CIANI, Franco. Lectin cytochemical localisation of glycoconjugates in the olfactory system of the lizards *Lacerta viridis* and *Podarcis sicula*. **Anatomy and Embryology**, v. 202, n. 1, p. 49–54, 2000. <https://doi.org/10.1007/s004290000097>

GEISER, F.; LEARMONTH, R. P. Dietary fats, selected body temperature and tissue fatty acid composition of agamid lizards (*Amphibolurus nuchalis*). **J Comp Physiol B**, v. 164, p. 55–61, 1994. <https://doi.org/10.1007/BF00714571>

GRAVES, B. M.; HALPERN, M. Chemical access to the vomeronasal organs of the lizard *Chalcides ocellatus*. **Journal of Experimental Zoology**, v. 249, n. 2, p. 150–157, 1989. <https://doi.org/10.1002/jez.1402490206>

GREEFF, Jaco M.; WHITING, Martin J. Foraging-mode plasticity in the lizard *Platysaurus broadleyi*. **Herpetologica**, p. 402–407, 2000,

GREGOROVÍČOVÁ, M.; ČERNÍKOVÁ, A. Reactions of green lizards (*Lacerta viridis*) to major repellent compounds secreted by *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae). **Zoology**, v. 118, n. 3, p. 176–182, 1 jun. 2015. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2015.02.001>

HUEY, Raymond B.; SLATKIN, Montgomery. Cost and benefits of lizard thermoregulation. **The Quarterly review of biology**, v. 51, n. 3, p. 363–384, 1976. <https://doi.org/10.1086/409470>

HUEY, RAYMOUND B; PIANKA, E. R.; HUEY, RAYMOND B. Ecological Consequences of Foraging Mode. **Source: Ecology**, v. 62, n. 4, p. 991–999, 1981. <https://doi.org/10.2307/1936998>

KACZMAREK, P. *et al.* Development of the squamate naso-palatal complex: Detailed 3D analysis of the vomeronasal organ and nasal cavity in the brown anole *Anolis sagrei* (Squamata: Iguania). **Frontiers in Zoology**, v. 17, n. 1, 22 set. 2020. <https://doi.org/10.1186/s12983-020-00369-7>

KOCH, N. M.; GAUTHIER, J. A. Noise and biases in genomic data may underlie radically different hypotheses for the position of Iguania within Squamata. **PLoS ONE**, v. 13, n. 8, 1 ago. 2018. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202729>

LEASE, H. M.; WOLF, B. O. Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size, phylogeny, ontogeny and sex. **Physiological Entomology**, v. 36, n. 1, p. 29–38, mar. 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2010.00767.x>

LEE, M. S. Y. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 65, p. 369–453, 1998. <https://doi.org/10.1006/bijl.1998.0256>

LEGENDRE, Pierre; LEGENDRE, Louis. **Numerical ecology**. Elsevier, 2012.

MAGURRAN, Anne E. **Measuring biological diversity**. John Wiley & Sons, 2013.

KREBS, Charles J. *et al.* **Ecological methodology**. New York: Harper & Row, 1989.

MEIRI, Shai. SquamBase—A database of squamate (Reptilia: Squamata) traits. **Global Ecology and Biogeography**, v. 33, n. 4, p. e13812, 2024. <https://doi.org/10.1111/geb.13812>

OOMS, J. Export Data Frames to Excel “xlsx” Format [R package writexl version 1.5.4]. **CRAN: Contributed Packages**, 15 abr. 2025.

ORDOÑEZ-ARAQUE, Roberto; QUISHPILLO-MIRANDA, Nadine; RAMOS-GUERRERO, Luis. Edible insects for humans and animals: nutritional composition and an option for mitigating environmental damage. **Insects**, v. 13, n. 10, p. 944, 2022. <https://doi.org/10.3390/insects13100944>

PARADIS, E. *et al.* Analyses of Phylogenetics and Evolution [R package ape version 5.8-1]. **CRAN: Contributed Packages**, 16 dez. 2024.

PELEGRIN, N. *et al.* How do lizard niches conserve, diverge or converge? Further exploration of saurian evolutionary ecology. **BMC Ecology and Evolution**, v. 21, n. 1, 1 dez. 2021. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01877-8>

PIANKA, ERIC P.; VITT, Laurie J. **Lizards: windows to the evolution of diversity**. Univ of California Press, 2003. <https://doi.org/10.1525/california/9780520234017.001.0001>

PIANKA, E. R. *et al.* Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. **American Naturalist**, v. 190, n. 5, 2017. <https://doi.org/10.1086/693781>

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T.; WIENS, J. J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 13, n. 1, 2013. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>

R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2025. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 15 abr. 2024.

RAZENG, E.; WATSON, D. M. Nutritional composition of the preferred prey of insectivorous birds: Popularity reflects quality. **Journal of Avian Biology**, v. 46, n. 1, p. 89–96, 1 jan. 2015. <https://doi.org/10.1111/jav.00475>

REEDER, T. W. *et al.* Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. **PLoS ONE**, v. 10, n. 3, 24 mar. 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118199>

REVELL, L. J. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223, abr. 2012. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>

ROBERTS, A. M. I., Tansey, C., Smithers, R. J., & Phillimore, A. B. (2015). Predicting a change in the order of spring phenology in temperate forests. **Global change biology**, 21(7), 2603–2611. <https://doi.org/10.1111/gcb.12896>

ROBINSON, D.; HAYES, A.; COUCH, SIMON. Package “broom” Type Package Title Convert Statistical Objects into Tidy Tibbles. 2021.

ROCHA, C. F. D. *et al.* Comportamento de termorregulação em lagartos Brasileiros. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 1, p. 115–131, 2009. <https://doi.org/10.4257/oeco.2009.1301.09>

SAITO, S. *et al.* Fine structure of the vomeronasal organ in the grass lizard, *Takydromus tachydromoides*. **Tissue and Cell**, v. 42, n. 5, p. 322–327, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2010.07.008>

SCHWENK, K. The evolution of chemoreception in squamate reptiles: a phylogenetic approach. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 41, n. 3-5, p. 124-137, 1993. <https://doi.org/10.1159/000113830>

SCHWENK, K. Comparative biology and the importance of cladistic classification: a case study from the sensory biology of squamate reptiles. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 52, p. 69–82, 1994. <https://doi.org/10.1006/bijl.1994.1039>

SCHWENK, KURT. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. **Trends in ecology & evolution**, v. 10, n. 1, p. 7-12, 1995. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88953-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88953-3)

SIMÕES, T. R.; PYRON, R. A. THE SQUAMATE TREE OF LIFE. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 163, n. 2, 4 maio 2021.
<https://doi.org/10.3099/0027-4100-163.2.47>

SMEDT, P. DE *et al.* Strength of forest edge effects on litter-dwelling macroarthropods across Europe is influenced by forest age and edge properties. **Diversity and Distributions**, v. 25, n. 6, p. 963–974, 1 jun. 2019.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12909>

SPICER, M. E., MELLOR, H., & CARSON, W. P. (2020). Seeing beyond the trees: a comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution. **Ecology**, 101(4), e02974. <https://doi.org/10.1002/ecy.2974>

TATTERSALL, G. J. *et al.* Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. **Science Advances**, v. 2, n. 1, 1 jan. 2016. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500951>

TUNG HO, Lam si; ANÉ, Cécile. A linear-time algorithm for Gaussian and non-Gaussian trait evolution models. **Systematic biology**, v. 63, n. 3, p. 397-408, 2014.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syu005>

TONINI, J. F. R. *et al.* Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. **Biological Conservation**, v. 204, p. 23–31, 1 dez. 2016.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.039>

TOUCHARD, Axel *et al.* The biochemical toxin arsenal from ant venoms. **Toxins**, v. 8, n. 1, p. 30, 2016. <https://doi.org/10.3390/toxins8010030>

UHEY, D. A. *et al.* Living on the edge: The sensitivity of arthropods to development and climate along an urban-wildland interface in the Sonoran Desert of central Arizona. **PLoS ONE**, v. 19, n. 4 April, 1 abr. 2024.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0297227>

VERWAIJEN, D.; DAMME, R. VAN. Foraging mode and its flexibility in lacertid lizards from Europe. **Journal of Herpetology**, v. 42, n. 1, p. 124–133, mar. 2008. <https://doi.org/10.1670/07-136R1.1>

VIDAL, N.; HEDGES, S. B. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. **Comptes Rendus - Biologies**, v. 328, n. 10–11, p. 1000–1008, out. 2005. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2005.10.001>

VIDAL, NICOLAS; HEDGES, S. BLAIR. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. **Comptes Rendus. Biologies**, v. 332, n. 2-3, p. 129-139, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.07.010>

VITT, L. J. *et al.* History and the global ecology of squamate reptiles. **American Naturalist**, v. 162, n. 1, p. 44–60, 1 jul. 2003. <https://doi.org/10.1086/375172>

WICKHAM, H. stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations. **CRAN: Contributed Packages**, 9 nov. 2009. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.stringr>

WICKHAM, HADLEY. dplyr: A grammar of data manipulation. **R package version 04.**, v. 3, p. p156, 2015. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.dplyr>

WICKHAM, H.; BRYAN, J. Read Excel Files [R package readxl version 1.4.5]. **CRAN: Contributed Packages**, 7 mar. 2025.

WICKHAM, H.; HENRY, L. Functional Programming Tools [R package purrr version 1.1.0]. **CRAN: Contributed Packages**, 10 jul. 2025.

WICKHAM, H.; VAUGHAN, D.; GIRLICH, M. Tidy Messy Data [R package tidyr version 1.3.1]. **CRAN: Contributed Packages**, 24 jan. 2024.

WIENS, J. J. *et al.* Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. **Biology Letters**, v. 8, p. 1043–1046, 19 set. 2012. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0703>

WIENS, JOHN J.; BRANDLEY, MATTHEW C.; REEDER, TOD W. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snake-like body form in squamate reptiles. **Evolution**, v. 60, n. 1, p. 123-141, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01088.x>

WILGENBURG, S. L. VAN; MAZEROLLE, D. F.; HOBSON, K. A. Patterns of arthropod abundance, vegetation, and microclimate at boreal forest edge and interior in two landscapes: Implications for forest birds. **Ecoscience**, v. 8, n. 4, p. 454–461, 2001. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682675>