

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

RAPHAEL TELES BORGES

**DIFERENTES RESOLUÇÕES NA ANÁLISE DA DIETA AFETAM NOSSA
INTERPRETAÇÃO DOS PADRÕES DE SEGREGAÇÃO DE NICHOS?
UM EXEMPLO COM LAGARTOS AUSTRALIANOS**

UBERLÂNDIA - MG

2023

Raphael Teles Borges

Diferentes resoluções na análise da dieta afetam nossa interpretação dos padrões de segregação de nicho? Um exemplo com lagartos australianos

Trabalho de Conclusão do Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas, do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, como requisito para obtenção do diploma de graduado em Licenciatura em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Nicolás Pelegrin

UBERLÂNDIA

2023

RAPHAEL TELES BORGES

**DIFERENTES RESOLUÇÕES NA ANÁLISE DA DIETA AFETAM NOSSA
INTERPRETAÇÃO DOS PADRÕES DE SEGREGAÇÃO DE NICHOS?
UM EXEMPLO COM LAGARTOS AUSTRALIANOS**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado a banca examinadora do curso de
Ciências Biológicas da Universidade Federal de
Uberlândia como requisito parcial para obtenção do
Título de Licenciatura em Biologia.

Prof. Dr. Nicolás Pelegrin (Orientador)- UFU/MG

Prof^ª. Dr^ª. Ariádine Cristine de Almeida (Examinadora) – UFU/MG

Dr^ª. Suelem Muniz Leão (Examinadora) – Pesquisadora de Pós-Doutorado, UFU/MG

Uberlândia, 20 de junho de 2023

RESUMO

A compreensão da dieta em lagartos é crucial para entender suas interações e o impacto da disponibilidade de alimentos em sua sobrevivência, crescimento e reprodução. A descrição da dieta normalmente é feita em termos taxonômicos amplos, como ordens, resultando na perda de informações, já que dentro das ordens têm famílias (e até níveis taxonômicos inferiores) de organismos com biologias muito distintas. Isso suscita a questão: A perda ou variação na resolução dos itens de presas em análises de nicho trófico pode alterar nossa interpretação dos padrões ecológicos em comunidades de lagartos? Para responder esse questionamento, foram analisados os padrões de amplitude e sobreposição de nicho em 11 espécies de lagartos simpátricos em duas áreas do Deserto de Victoria, Austrália. Os lagartos foram coletados entre 1978 e 1979 e as presas, presentes no conteúdo estomacal, foram identificadas até o nível de espécie. A dieta foi analisada em duas resoluções: baixa resolução (ordem, cerca de 19 itens de presas) e alta resolução (espécie, cerca de 246 itens de presas). Para os dois conjuntos de dados, foi calculado o índice de sobreposição de nicho de Pianka e a amplitude de nicho utilizando o índice de Levins. Os padrões de amplitude e sobreposição de nicho entre espécies e entre comunidades mostraram uma redução geral utilizando uma alta resolução em comparação com uma baixa resolução. Esses resultados indicam que a escolha da resolução dos itens presa na análise de nicho trófico pode afetar a interpretação dos padrões ecológicos em comunidades de lagartos, sendo que em análises de baixa resolução, a sobreposição pode ser interpretada como uma competição entre as espécies, enquanto em alta resolução, a redução significativa da sobreposição sugere que as espécies podem estar partilhando recursos mais efetivamente. Para estudos ecológicos de comunidades é importante uma escolha cuidadosa da resolução dos itens presa na análise de nicho trófico para obter uma compreensão mais precisa das interações entre as espécies. Dados mais detalhados e com melhor resolução podem ajudar a evitar interpretações errôneas e garantir que as análises de nicho trófico sejam feitas de maneira mais robusta e confiável.

Palavras-chaves: Estudos ecológicos, interações tróficas, partição de recursos, nicho trófico, dieta em lagartos.

ABSTRACT

Understanding the diet of lizards is crucial for comprehending their interactions and the impact of food availability on their survival, growth, and reproduction. Typically, the diet is described using broad taxonomic terms such as orders, resulting in a loss of information as different families and lower taxonomic levels within orders exhibit distinct biological characteristics. This raises the question: Can the loss or variation in resolution of prey items in trophic niche analyses alter our interpretation of ecological patterns in lizard communities? To address this question, we examined the width and overlap of niches in 11 sympatric lizard species in two areas of the Victoria Desert, Australia. Lizards were collected between 1978 and 1979, and prey items present in their stomach contents were identified to the species level.. The diet was analyzed at two resolutions: low resolution (order, approximately 19 prey items) and high resolution (species, approximately 246 prey items). For both datasets, we calculated Pianka's niche overlap index and niche width using Levin's index. The width and overlap patterns among species and communities exhibited a general reduction when higher resolution was utilized compared to lower resolution. These results suggest that the choice of prey item resolution in trophic niche analysis can affect the interpretation of ecological patterns in lizard communities. In low-resolution analyses, overlap may be interpreted as competition among species, whereas in high-resolution analyses, the significant reduction in overlap suggests that species may be effectively sharing resources. For ecological studies of communities, careful selection of prey item resolution in trophic niche analysis is important to obtain a more accurate understanding of species interactions. Detailed and higher-resolution data can help avoid misinterpretations and ensure that trophic niche analyses are conducted in a robust and reliable manner.

Keywords: Ecological studies, trophic interactions, resource partitioning, trophic niche, lizard diet.

Sumario de ilustrações

Figura 1- Mapa representando a região ocidental da Australia, é possível ver as 2 áreas de estudo de Eric R. Pianka marcadas em pontos. (Fonte: Autoria própria). 13.

Figura 2- **A-** Visão panorâmica das linhas de armadilhas na região leste de Red Sands (área R), local possui grandes áreas verdes com vegetação mais homogenia. **B-** Visão panorâmica das linhas de armadilhas na região de Laverton (área L), região plana e com vegetação mais espessada (Fonte: Erik R. Pianka). 14.

Tabela 1- Amplitude de nicho (índice de Levins) de 11 espécies de lagartos em duas áreas de pesquisa (L e R) divididas em duas análises cada uma, utilizando baixa resolução (19 categorias de presas) e alta resolução (246 categorias de presas). 16.

Figura 3- Comparação de modelos nulos de sobreposição de nicho trófico entre resoluções (baixa 19 categorias e alta, 246 categorias). A) Modelo nulo de sobreposição de nicho com baixa resolução (19 categorias de presas) para indivíduos da área L, representando uma sobreposição média observada de 0,54 (linha vermelha), comparada à distribuição de sobreposições randomizadas. B) Modelo nulo de sobreposição de nicho com alta resolução (246 categorias de presas) para indivíduos da área L, representando uma sobreposição média observada de 0,25 (linha vermelha), comparada à distribuição de sobreposições randomizadas.....17.

Figura 4- Comparação de modelos nulos de sobreposição de nicho trófico entre resoluções (baixa, 19 categorias e alta, 246 categorias); A) Modelo nulo de sobreposição de nicho com baixa resolução (19 categorias) para indivíduos da área R, representando uma sobreposição média observada de 0,48 (linha vermelha) comparada à distribuição de sobreposições randomizadas. B) Modelo nulo de sobreposição de nicho com alta resolução (246 categorias) para indivíduos da área R, representando uma sobreposição média observada de 0,18 (linha vermelha) comparada à distribuição de sobreposições randomizadas.....18.

Tabela 2- Sobreposição de nicho (índice de Pianka) entre 11 espécies em duas resoluções e o percentual de mudança entre elas. A segunda coluna representa a sobreposição de nicho utilizando baixa resolução (19 categorias) e a terceira coluna representa a sobreposição

de nicho utilizando alta resolução (246 categorias). A última coluna apresenta o percentual de mudança entre as duas resoluções 19.

Figura 5- Gráfico cofilogenético de 11 espécies de lagartos na área L com base no tipo de alimento, usando duas resoluções diferentes: baixa (esquerda) e alta (direita). As espécies foram agrupadas hierarquicamente nas árvores filogenéticas através das distâncias euclidianas. As linhas azuis conectam as espécies nas duas árvores e mostram as mudanças na dieta entre as resoluções. 20.

Figura 6- Gráfico cofilogenético de 11 espécies de lagartos na área R com base no tipo de alimento, usando duas resoluções diferentes: baixa (esquerda) e alta (direita). As espécies foram agrupadas hierarquicamente nas árvores filogenéticas através das distâncias euclidianas. As linhas azuis conectam as espécies nas duas árvores e mostram as mudanças na dieta entre as resoluções. 21.

Sumário

Sumario de ilustrações	6
1. Introdução.....	9
2. Metodologia.....	12
2.1. Coleta de dados.....	12
2.2. Área de estudo	12
2.3. Análise de dados	14
3. Resultados	16
4. Discussão	21
5. Considerações finais.....	27
6. Referências bibliográficas.....	29

1. Introdução

Uma comunidade é composta por um grupo de espécies que ocupam uma mesma área geográfica e interagem entre si de várias formas (RICKLEFS, 2016), seja desempenhando papéis de presa e predador, cooperando entre si ou apenas convivendo em um mesmo habitat e compartilhando recursos. Portanto, as interações entre os grupos podem afetar a estrutura de uma comunidade e o número de indivíduos que a constitui. Por exemplo, a competição por recursos pode causar uma pressão seletiva a um determinado conjunto, levando à especiação (o surgimento de novas espécies) ou à extinção (o desaparecimento de uma espécie), pois existem limites que a competição interespecífica impõe ao número de espécies que podem coexistir de forma estável de acordo com os recursos do nicho (SCHOENER, 1974).

Existem diversas perspectivas sobre comunidades, sendo que elas podem variar desde conjuntos simples contendo duas espécies até agrupamentos mis numerosos, como o de lagartos do deserto arenoso australiano, que podem conter até 70 espécies ocorrendo de forma simpátrica (a coexistência de espécies com áreas de distribuição geográfica sobrepostas) (TEJERO-CICUÉNDEZ et al., 2022). Em estudos equivalentes, a diversidade de espécies de lagartos simpátricos varia de cerca de quatro a cinco espécies ou no máximo 35, como o caso da segunda maior coletividade de lagartos do mundo, situada na floresta amazônica (PIANKA, 1973; TEJERO-CICUÉNDEZ et al., 2022). Portanto, é intrigante entender como uma comunidade tão grande e diversa pode se manter em um ambiente tão árido e hostil como o deserto da Austrália.

Alguns fatores que podem explicar a elevada riqueza de lagartos na Austrália são o clima e o isolamento geográfico. Os lagartos possuem mais afinidade com ambientes áridos do que úmidos, logo teremos comunidades maiores em ambientes desérticos (PIANKA, 1974). Além disso, a falta de predadores como cobras, aves e outros animais pode ser uma razão pela qual os desertos australianos suportam comunidades de lagartos tão ricas (PIANKA, 1973). Outro princípio importante para a manutenção das comunidades de animais é a divisão de recursos, ou que podemos chamar de exploração do nicho, isto é, a utilização de condições bióticas e abióticas, como alimento, temperatura e umidade, rochas e plantas utilizadas como abrigo etc. (RICKLEFS, 2016).

O termo “nicho” e “relacionamentos de nicho” foi introduzido a primeira vez por Grinnell (1917), que definia uma correlação entre o desempenho de um organismo e a disponibilidade de recursos (as condições bióticas e abióticas que permitem a sobrevivência e reprodução de uma espécie), ou seja, o ambiente onde o animal vive. Posteriormente, o conceito

foi reformulado por Hutchinson que propôs que os nichos são multidimensionais e dinâmicos, respondendo às variações temporais, de espaciais, de recursos, de populações de competidores, de predadores etc. (SCHOENER, 1974; PELEGRIN et al., 2013; PIANKA et al., 2017). Este conceito trouxe uma linguagem precisa para a descrição da partição de recursos. Consequentemente, dizemos que os lagartos particionam os recursos explorando três eixos básicos de nichos: temporal, espacial e trófico, isto é, os organismos diferem em tempos de atividade, os lugares que exploram e os alimentos que comem (PELEGRIN et al., 2017; PIANKA, 1973; SCHOENER, 1974).

Em geral, essas partições de recursos são efetivas para reduzir a competição e permitir a coexistência de uma variedade de organismos dentro de uma comunidade, que será determinada pela magnitude da sobreposição dos nichos utilizados (que é a proporção dos recursos que cada ser vivo utiliza de um mesmo nicho), das capacidades competitivas dos animais e como eles reagem às pressões do ambiente (PASTORE et al., 2021; PIANKA, 1973). A sobreposição só faz sentido se os recursos forem abundantes a ponto de atender todas as populações da comunidade. Quando alguma das dimensões passa a ser limitante, as populações tendem a se adaptar para exploração de outras dimensões no intuito de evitar a competição (SCHOENER, 1974).

Para os lagartos, uma das principais dimensões é o nicho trófico (as estratégias de alimentação e os itens alimentares consumidos), pois a compreensão da dieta dessas espécies é fundamental para entender como elas interagem com outros organismos em seu ambiente (PIANKA, 1974). Além disso, a alimentação desses seres vivos é altamente variável e pode ser influenciada por vários fatores, como a disponibilidade de alimento e a competição entre indivíduos da mesma espécie (competição intraespecífica). Schoener (1974) destaca que entender a dieta dos lagartos é essencial para compreender como a disponibilidade de alimento afeta a sobrevivência, crescimento e reprodução desses organismos.

A ecologia trófica de lagartos é um tema relevante para o estudo da biodiversidade, das interações ecológicas e da conservação desses animais. No entanto, existem diferentes formas de analisar a dieta dos lagartos, tais como a frequência de ocorrência, a biomassa ou o volume dos itens presa consumidos, além da resolução taxonômica dos mesmos. Essa variação pode influenciar na determinação da amplitude e da sobreposição de nicho trófico das espécies, afetando a interpretação dos padrões ecológicos em comunidades de lagartos.

De modo geral, estudos de nicho trófico, utilizam dados com descrição de dieta em níveis taxonômicos mais abrangentes como ordens, em média de 18 a 30 categorias de itens (MCGILL et al., 2006; ROUAG et al., 2006), o que implicaria uma perda de informação, já que há ordens de insetos compostas por famílias e espécies com biologia muito distintas. Por exemplo, a ordem Coleoptera é a mais diversa dos artrópodes, com aproximadamente 387.000 espécies descritas (STORK, 2018). Somente na Austrália estima-se que existam cerca de 23.000 espécies, distribuídas em 3.265 gêneros e 12 famílias (BOUCHARD et al. 2017), que ocupam a maioria dos habitats terrestres e de água doce. Logo, as espécies dentro de Coleoptera possuem características e estilos de vida diversos. Portanto, não poderíamos afirmar que todas as espécies de lagartos que se alimentam de besouros compartilham do mesmo nicho ou que disputam por alimento. Algumas espécies de lagartos podem ter maior ou menor facilidade para capturar e consumir certos tipos de besouros, dependendo de como são adaptados para esse tipo de alimentação. Por exemplo, lagartos com cabeças mais largas e mordidas mais fortes podem ter vantagem para consumir besouros com exoesqueletos mais espessos ou resistentes, enquanto lagartos com cabeças mais estreitas e mordidas mais fracas podem ter dificuldade para capturar e processar esses tipos de presas. Essas características podem variar entre lagartos que supostamente ocupam o mesmo nicho alimentar (PELEGRIN et al., 2017).

Sendo assim, a perda de resolução ou diferentes resoluções na determinação dos itens presa, em análises de nicho trófico, podem modificar nossa interpretação dos padrões ecológicos em comunidades de lagartos? A hipótese é que a amplitude e a sobreposição de nicho trófico são dependentes da resolução da dieta utilizada, ou seja, tendo uma menor resolução (menor número de categorias) dos itens presa haverá uma sobreposição e uma amplitude de nicho maior, e em alta resolução (maior número de categorias de itens presa) teremos uma amplitude de nicho e sobreposição menores. Para responder aos questionamentos e testar a hipótese, este trabalho tem como objetivo geral determinar as implicações metodológicas e ecológicas do uso de diferentes resoluções em estudos de ecologia trófica de lagartos. Os objetivos específicos são:

- a. Determinar a amplitude do nicho trófico de espécies de lagartos em duas áreas utilizando duas resoluções (baixa e alta resolução, 19 e 246 categorias respectivamente);
- b. Determinar a sobreposição de nicho entre as espécies de cada comunidade nas duas resoluções (baixa e alta resolução, 19 e 246 categorias respectivamente);

- c. Determinar a sobreposição de nicho entre as mesmas espécies das duas comunidades nas duas resoluções (baixa e alta resolução, 19 e 246 categorias respectivamente);
- d. Compreender como a utilização de diferentes resoluções na dieta afetam a nossa interpretação da ecologia trófica de lagartos;
- e. Discutir as implicações metodológicas do uso de diferentes resoluções nos estudos de ecologia trófica de lagartos.

2. Metodologia

2.1. Coleta de dados

Os dados utilizados nesta pesquisa foram obtidos a partir de um estudo de longa duração sobre a ecologia de lagartos, realizado por Eric R. Pianka e colaboradores entre 1978 e 1979 na Austrália. Os métodos de coleta variaram entre capturas ativas pelos pesquisadores; e por armadilhas de queda (pitfall traps), que permitem estimar a abundância relativa e a diversidade das espécies em cada local (Pianka 2016).

Após a captura, os lagartos foram sacrificados e o conteúdo estomacal foi removido, quantificado e identificado por E. R. Pianka e um entomólogo especializado, que reconheceram mais de 246 categorias taxonômicas diferentes (Pianka 2016).

2.2. Área de estudo

O Grande Deserto de Victoria, localizado na região ocidental da Austrália, apresenta solo arenoso nos locais mais úmidos, com vegetação constituída por gramíneas, enquanto os leitos de seus lagos sazonais abrigam uma variedade de espécies arbustivas (Pianka 2016). Neste cenário heterogêneo E. R. Pianka definiu 2 áreas de estudo, denominadas por letras que indicam a localização geográfica das mesmas (L, R) (Figura 1).

Mapa dos locais de estudo de Pianka no Grande Deserto de Victória.

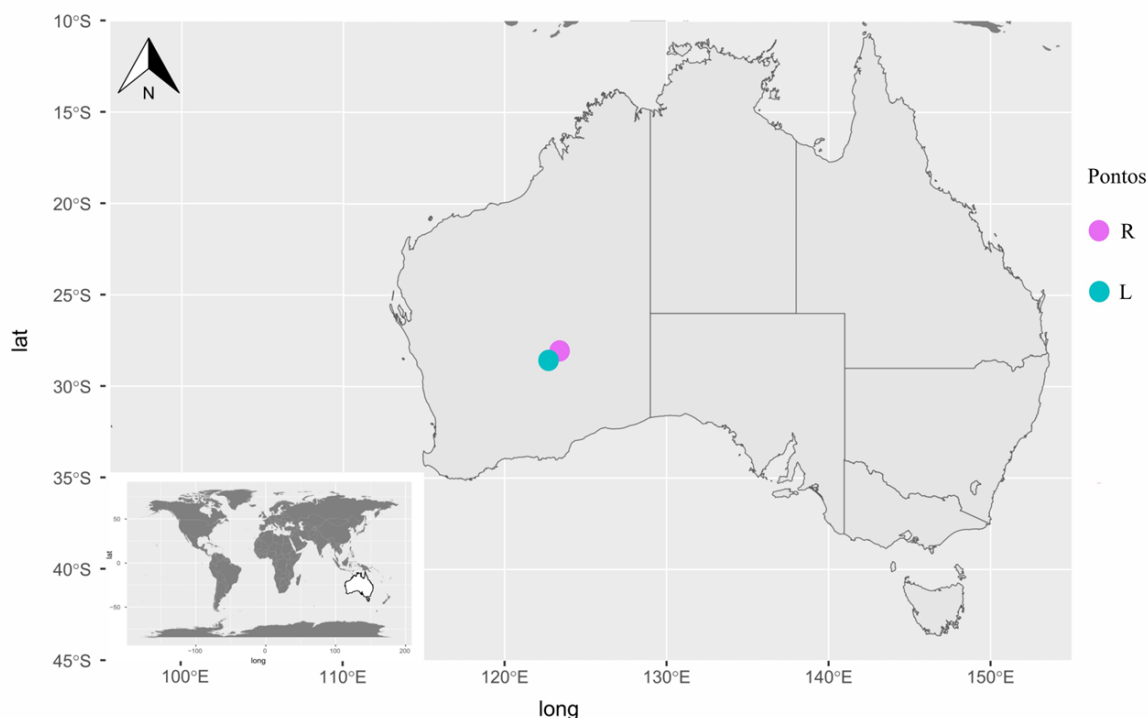


Figura 1- Mapa representando a região ocidental da Austrália, é possível ver as 2 áreas de estudo de Eric R. Pianka marcadas em pontos. (Fonte: Autoria própria)

A área R (“Red Sands”, 28,1159° S, 123,3521° E) possui características de solo arenoso com presença de eucaliptos, algumas árvores, gramíneas e plantas perenes, ao passo que a área L (Laverton, 28,2959° S, 122,4011° E) consiste em planícies, com grandes eucaliptos, algumas gramíneas e arbustos dispersos (Figura 2).

Foram capturados 1.436 lagartos na área R e 1.567 lagartos na área L, representando 8 famílias, 25 gêneros e 68 espécies. Para esse trabalho foram selecionadas as 11 espécies igualmente presentes nas duas regiões e com maior número amostral: *Ctenophorus isolepis*, *Ctenotus calurus*, *C. helenae*, *C. pantherinus*, *C. quattuordecimlineatus*, *Diplodactylus conspicillatus*, *Gehyra variegata*, *Liopholis striata*, *Pogona minor*, *Rhynchoedura ornata*, *Varanus tristis*.

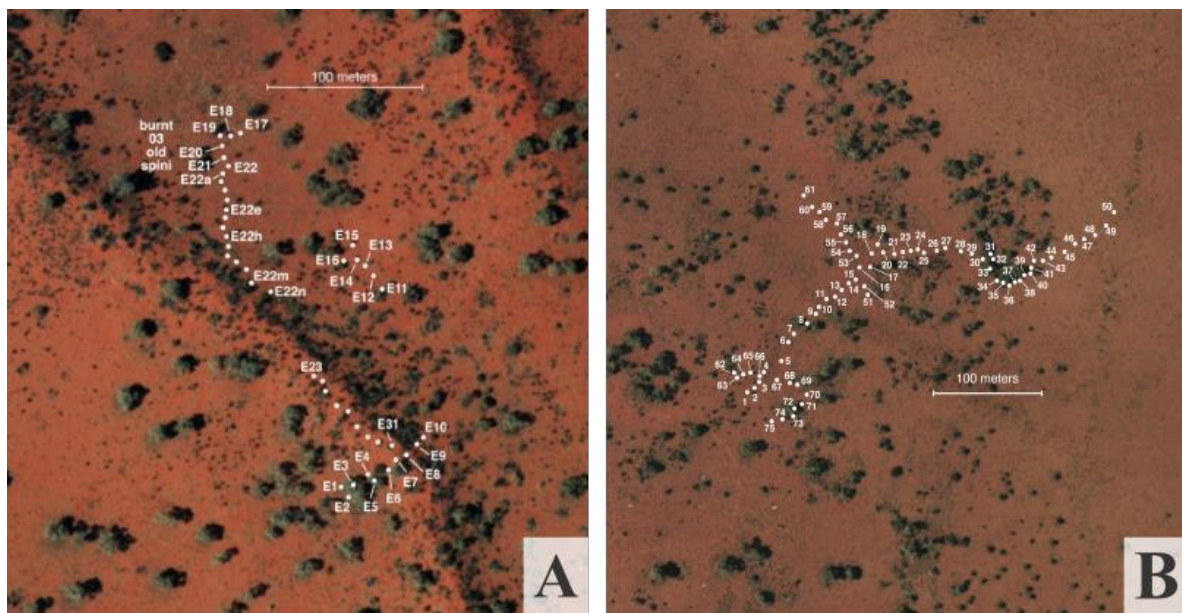


Figura 2- A- Visão panorâmica das linhas de armadilhas na região leste de Red Sands (área R), local que possui grandes áreas verdes com vegetação mais densa e terreno irregular. B- Visão panorâmica das linhas de armadilhas na região de Laverton (área L), região plana e com vegetação mais espaçada (Fonte: Erik R. Pianka).

2.3. Análise de dados

Todas as análises foram feitas para dois sets de dados, um contendo 246 categorias de presas, que representam a dieta dos lagartos de alta resolução chegando ao nível de espécies, e outra análise com dados em baixa resolução, com as 19 categorias mais comuns utilizados em estudos de dietas (geralmente em nível de ordem).

A amplitude de nicho trófico das espécies foi calculada pelo índice padronizado de Levin (HURLBERT, 1978). Este índice assume que a amplitude da dieta pode ser estimada pela uniformidade na distribuição dos itens entre os diversos recursos alimentares (HURLBERT, 1978). O valor de Ba varia de 0 (quando a espécie consumiu principalmente um recurso alimentar) a 1 (quando a espécie consumiu todos os recursos em proporções semelhantes), e é dado pela fórmula:

$$Ba = \frac{[(\sum p_{ij}^2)^{-1} - 1]}{(n-1)} \quad (1)$$

Onde: Ba é o índice padronizado de amplitude de nicho, Pij é a proporção do recurso alimentar j na dieta da espécie i e n é o número de recursos alimentares. Os resultados foram arbitrariamente considerados alto quando $B > 0,6$, moderado quando o valor de B esteve entre 0,4 e 0,6 e baixo quando $B < 0,4$ (NOVAKOWSKI et al., 2008).

Os padrões de sobreposição de nicho entre as espécies foram analisados de acordo com o Índice de Pianka (1973). O índice de sobreposição de Pianka varia de 0 (nenhuma sobreposição) a 1 (sobreposição total), e pode ser um indicativo de competição ou partilha de recursos. O índice foi calculado no programa EcoSim 7.0 (GOTELLI e ENTSMINGER, 2006) e é dado pela fórmula:

$$O_{jk} = O_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}} \quad (2)$$

Onde O_{jk} = medida de sobreposição alimentar de Pianka entre as espécies j e k ; p_{ij} = proporção do recurso alimentar i no total de recursos utilizados pela espécie j ; p_{ik} = proporção do item alimentar i no total de itens utilizados pela espécie k ; n = número total de itens. Os resultados da sobreposição interespecífica foram arbitrariamente considerados alto ($> 0,6$), moderado ($0,4 - 0,6$) ou baixo ($< 0,05$) (WINEMILLER e PIANKA 1990).

Foram gerados gráficos de modelo nulo de sobreposição de nicho trófico, para isso, foi utilizada a função `niche_null_model` do pacote `EcoSimR` (GOTELLI; HART E.M.; ELLISON A. M., 2015) no programa R. Essa função compara a matriz de proporção de presas consumidas por cada predador com uma matriz nula gerada aleatoriamente, mantendo as margens fixas. A métrica utilizada para calcular a sobreposição de nicho trófico foi a de Pianka, que mede a similaridade entre os vetores de proporção de presas de cada par de predadores (PIANKA, 1973). A significância estatística da sobreposição foi testada por meio de um intervalo de confiança de 95% construído a partir de 1.000 simulações do modelo nulo.

Para compreender como o número de categorias de presas afeta a interpretação da ecologia trófica dos lagartos, foram calculadas as distâncias euclidianas entre as espécies com base nas proporções das categorias de presas em cada área e em dois níveis de resolução: alto, com 246 categorias e baixo, com 19 categorias. Em seguida, foi feita uma análise de agrupamento hierárquico das espécies baseada na dieta em cada resolução usando a função `eclust` do pacote `factoextra` (KASSAMBARA; MUNDT, 2020) com o método `hclust` e a distância euclidiana como métrica de agrupamento (parâmetro “`hc_metric`”).

Por fim, para explorar possíveis relações entre as dietas e as mudanças entre análises de alta resolução (246 itens presa) e baixa resolução (19 itens presa), os dendrogramas obtidos do agrupamento hierárquico foram transformados em árvores filogenéticas. Em seguida, as árvores foram associadas utilizando o pacote ‘`phytools`’ (REVELL, 2012), que permitiu o

emparelhamento e a conexão entre elas, resultando em gráficos cofilogenético. Essa metodologia adotada possibilitou uma análise comparativa das dietas, fornecendo percepções sobre a similaridade ou dissimilaridade entre as análises realizadas.

3. Resultados

Os resultados da análise da amplitude de nicho das 11 espécies de lagartos das áreas L e R estão apresentados na Tabela 1. De forma geral as espécies são bem especialistas independente da análise, pois em todas as espécies tiveram um índice menor a 0,5 independente da resolução utilizada. Porém em ambas as áreas, o índice de amplitude de nicho diminuiu quando considerados uma alta resolução (246 categorias de presa) em relação a baixa resolução (19 categorias de presa). As espécies *Pogona minor*, *Gehyra variegata* e *Ctenotus quattuordecimlineatus* apresentaram a maior redução da amplitude de nicho, enquanto as espécies *Rhynchoedura ornata* e *Ctenotus pantherinus*, apresentaram aumento de amplitude de nicho na área L.

Tabela 1- Amplitude de nicho (índice de Levins) de 11 espécies de lagartos em duas áreas de pesquisa (L e R) divididas em duas análises cada uma, utilizando baixa resolução (19 categorias de presas) e alta resolução (246 categorias de presas).

Espécies	Área L		Área R	
	19 Cat.	246 Cat.	19 Cat.	246 Cat.
<i>Pogona minor</i>	0,14	0,01	0,25	0,04
<i>Ctenophorus isolepis</i>	0,14	0,04	0,10	0,07
<i>Varanus tristis</i>	0,03	0,00	0,02	0,00
<i>Liopholis striata</i>	0,06	0,02	0,16	0,02
<i>Ctenotus calurus</i>	0,03	0,01	0,02	0,00
<i>Ctenotus helenae</i>	0,05	0,02	0,16	0,06
<i>Ctenotus pantherinus</i>	0,00	0,01	0,01	0,01
<i>Ctenotus quattuordecimlineatus</i>	0,04	0,02	0,34	0,05
<i>Diplodactylus conspicillatus</i>	0,00	0,00	0,01	0,00
<i>Gehyra variegata</i>	0,38	0,04	0,18	0,03
<i>Rhynchoedura ornata</i>	0,01	0,02	0,03	0,01

Para avaliar a sobreposição de nicho trófico entre as espécies de cada comunidade (área L e R), foram utilizados modelos nulos que levam em conta a frequência de ocorrência dos itens de presa nas dietas. Os modelos nulos foram aplicados para as duas resoluções de dieta (baixa e alta resolução, 19 e 246 categorias respectivamente). Os resultados mostraram que a sobreposição de nicho foi significativamente maior do que a esperada ao acaso em ambas as resoluções, tanto na área L quanto na área R. Porém nota-se diferenças quando comparado as análises de baixa resolução (19 categorias) e alta resolução (246 categorias): na área L a sobreposição média observada cai de 0,54 para 0,25 (Figura 3), na área R, a sobreposição média observada cai de 0,48 para 0,18, respectivamente (Figura 4).

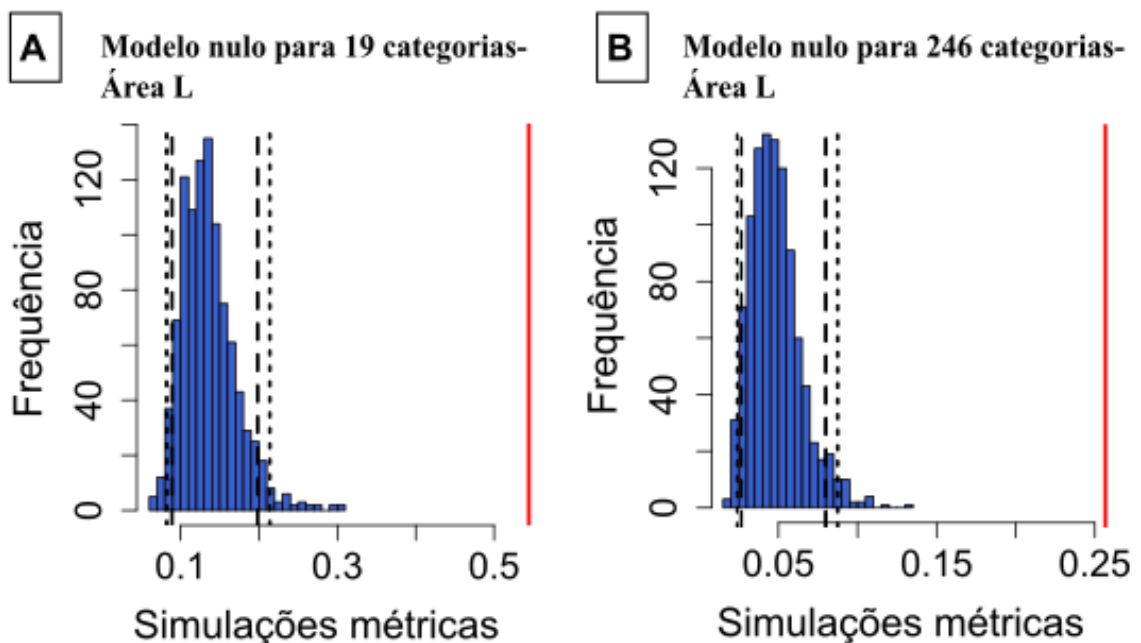


Figura 3- Comparação de modelos nulos de sobreposição de nicho trófico entre resoluções (baixa, 19 categorias e alta, 246 categorias). A) Modelo nulo de sobreposição de nicho com baixa resolução (19 categorias de presas) para indivíduos da área L, representando uma sobreposição média observada de 0,54 (linha vermelha), comparada à distribuição de sobreposições randomizadas. B) Modelo nulo de sobreposição de nicho com alta resolução (246 categorias de presas) para indivíduos da área L, representando uma sobreposição média observada de 0,25 (linha vermelha), comparada à distribuição de sobreposições randomizadas.

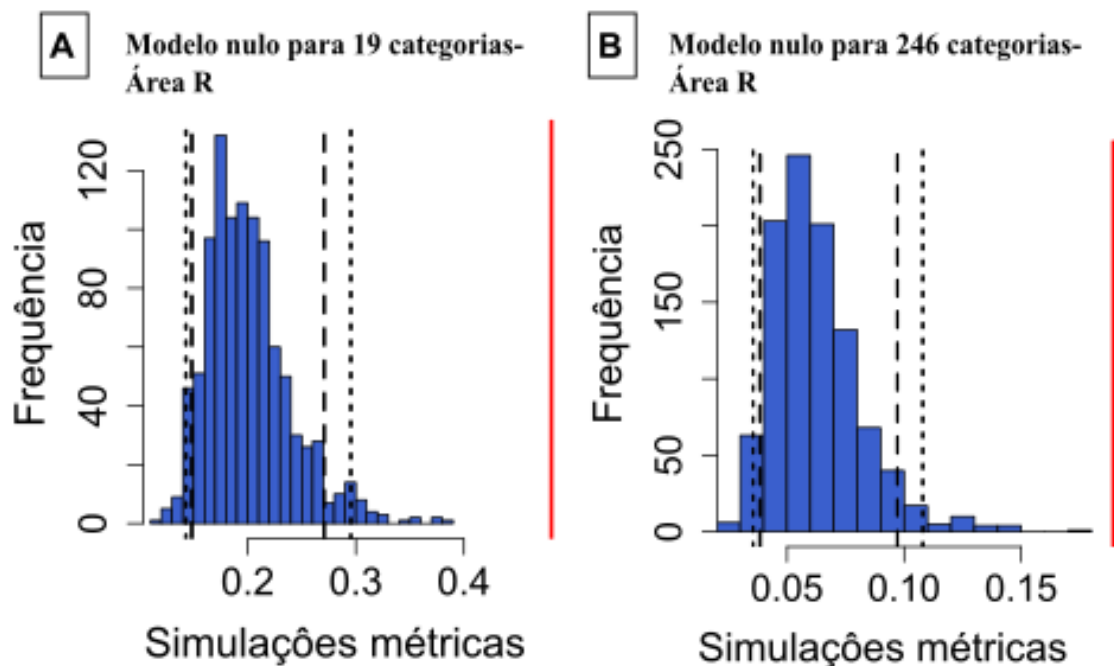


Figura 4- Comparação de modelos nulos de sobreposição de nicho trófico entre resoluções (baixa, 19 categorias e alta, 246 categorias); **A)** Modelo nulo de sobreposição de nicho com baixa resolução (19 categorias) para indivíduos da área R, representando uma sobreposição média observada de 0,48 (linha vermelha) comparada à distribuição de sobreposições randomizadas. **B)** Modelo nulo de sobreposição de nicho com alta resolução (246 categorias) para indivíduos da área R, representando uma sobreposição média observada de 0,18 (linha vermelha) comparada à distribuição de sobreposições randomizadas.

A sobreposição de nicho entre as mesmas espécies de lagartos comparada entre as duas áreas (L e R) foi avaliada utilizando o índice de Pianka em alta resolução (246 itens presa) e baixa resolução (19 itens presa). Observou-se que a sobreposição de nicho foi maior na análise de baixa resolução, em comparação com a análise de alta resolução. A espécie que apresentou a maior redução na sobreposição de nicho entre as duas resoluções foi *Ctenotus helenae* (88%), enquanto a espécie que apresentou as menores reduções foram *Vaarnus tristis* (1%) e *Ctenotus calurus* (2%). O percentual médio de mudança na sobreposição de nicho foi de 36%, indicando uma importante mudança na interpretação entre as duas resoluções. (Tabela 2).

Tabela 2- Sobreposição de nicho (índice de Pianka) entre 11 espécies em duas resoluções e o percentual de mudança entre elas. A segunda coluna representa a sobreposição de nicho utilizando baixa resolução (19 categorias) e a terceira coluna representa a sobreposição de nicho utilizando alta resolução (246 categorias). A última coluna apresenta o percentual de mudança entre as duas resoluções.

Especies	Sobreposição de nicho (19 presas)	Sobreposição de nicho (246 presas)	Mudança (%)
<i>Pogona minor</i>	0,8	0,4	-45%
<i>Ctenophorus isolepis</i>	0,9	0,7	-31%
<i>Varanus tristis</i>	1,0	1,0	-1%
<i>Liopholis striata</i>	0,2	0,1	-61%
<i>Ctenotus calurus</i>	1,0	1,0	-2%
<i>Ctenotus helenae</i>	0,9	0,1	-88%
<i>Ctenotus pantherinus</i>	1,0	0,8	-15%
<i>Ctenotus quattuordecimlineatus</i>	0,8	0,3	-55%
<i>Diplodactylus conspicillatus</i>	1,0	0,7	-31%
<i>Gehyra variegata</i>	0,7	0,4	-46%
<i>Rhynchoedura ornata</i>	1,0	0,8	-19%

O gráfico cofilogenético realizado com base na similaridade das dietas das espécies de lagartos, nas áreas L (Figura 3) e R (Figura 4), comparando uma baixa resolução (19 categorias, à esquerda), com uma alta resolução (246 categorias, à direita) de itens presa, apresentam uma pouca congruência entre si, indicando como a percepção da dieta das espécies muda de acordo com a resolução utilizada.

As linhas pretas nas margens unem espécies em base à similaridade das dietas, enquanto as linhas azuis conectam as mesmas espécies nas duas árvores. Se a resolução não mudasse a interpretação da dieta, as espécies estariam relacionadas da mesma forma nas duas árvores e todas as linhas azuis seriam retas. Quanto mais emaranhada é a trama de linhas azuis, mais diferente é a dieta entre as duas resoluções. Isso sugere que a percepção da dieta das espécies varia consideravelmente de acordo com a resolução utilizada.

Gráfico cofilogenético área L (19 itens vs 246 itens)

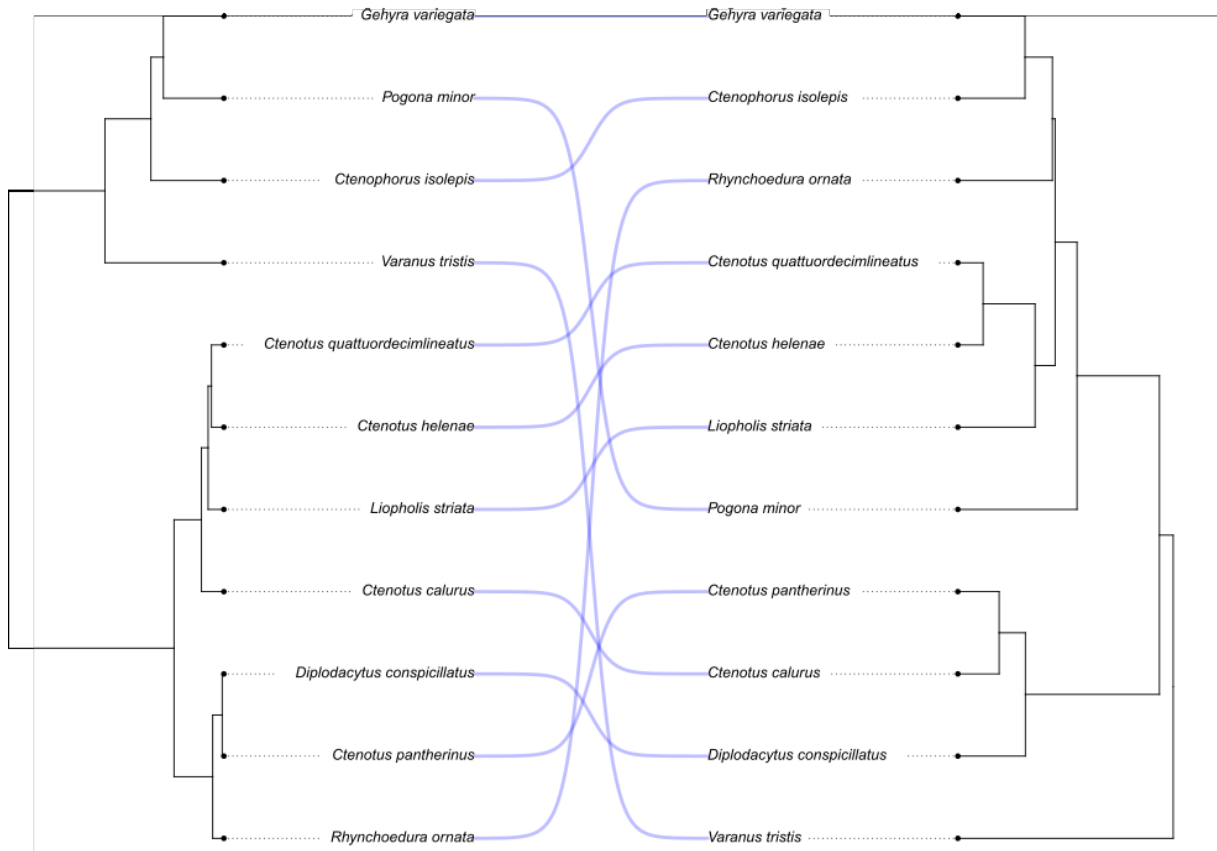


Figura 5- Gráfico cofilogenético de 11 espécies de lagartos na área L com base no tipo de alimento, usando duas resoluções diferentes: baixa (19 categorias de presas, esquerda) e alta (246 categorias de presas, direita). As espécies foram agrupadas hierarquicamente nas árvores filogenéticas através das distâncias euclidianas. As linhas azuis conectam as espécies nas duas árvores e mostram as mudanças na dieta entre as resoluções.

Gráfico cofilogenético área R (19 itens vs 246 itens)

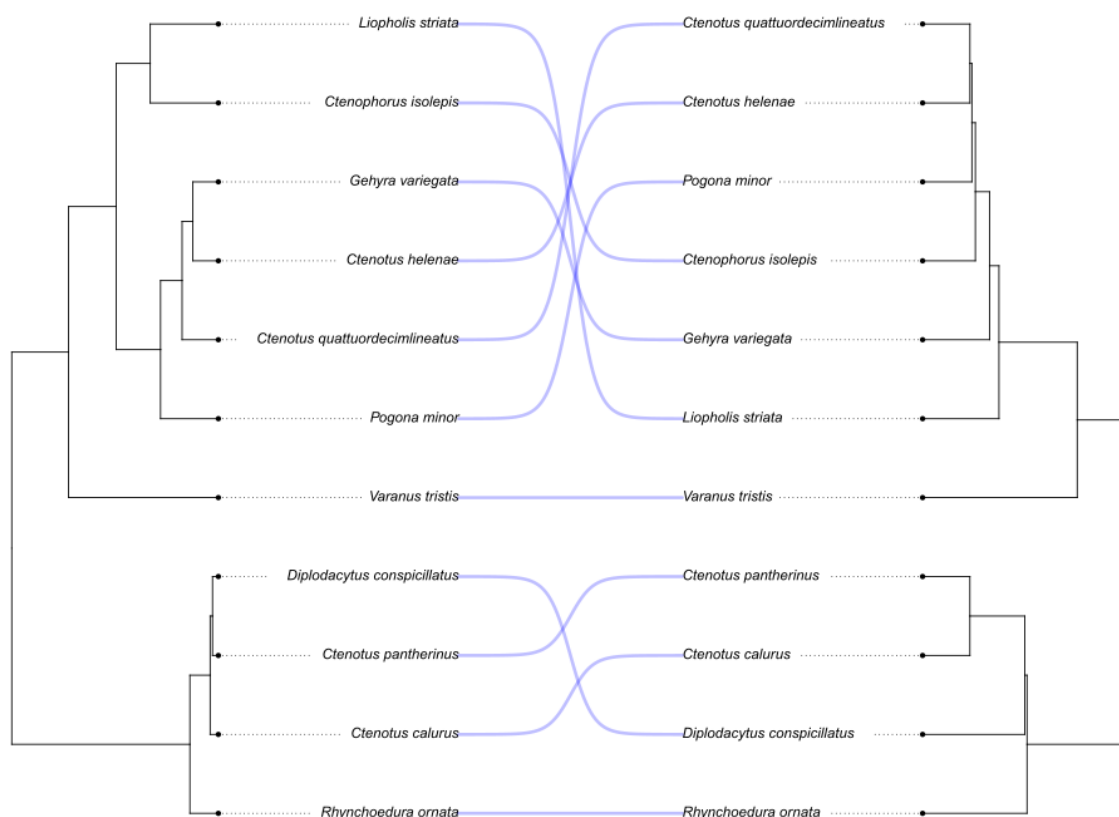


Figura 6- Gráfico cofilogenético de 11 espécies de lagartos na área R com base no tipo de alimento, usando duas resoluções diferentes: baixa (19 categorias de presas, esquerda) e alta (246 categorias de presas, direita). As espécies foram agrupadas hierarquicamente nas árvores filogenéticas através das distâncias euclidianas. As linhas azuis conectam as espécies nas duas árvores e mostram as mudanças na dieta entre as resoluções.

4. Discussão

Neste estudo, foi investigada a ecologia trófica de duas assembleias de lagartos do deserto australiano, utilizando duas resoluções na análise da dieta. Os resultados indicam que a escolha da resolução dos itens presa na análise de nicho trófico pode afetar a interpretação dos padrões ecológicos em comunidades de lagartos, sendo que em análises de baixa resolução (19 categorias), valores altos de amplitude e sobreposição de nicho podem ser interpretados como competição entre as espécies ou um excesso de recursos, enquanto em alta resolução, a redução significativa da amplitude e sobreposição de nicho sugere que as espécies podem estar partilhando recursos mais efetivamente.

Segundo a teoria do nicho ecológico, a amplitude de nicho é influenciada pela disponibilidade e diversidade de recursos no ambiente, bem como pela pressão seletiva exercida pela competição interespecífica (SCHOENER, 1974). Assim, espécies que exploram um maior número de itens de presa tendem a ter uma maior amplitude de nicho do que espécies que se alimentam de poucos itens (COLWELL; FUTUYMA, 1971).

No entanto, é nítido que a estimativa da amplitude de nicho pode ser modificada com base no nível de detalhamento dos itens de presa considerados. Em uma análise de baixa resolução de itens presa (utilizando ordens), tem-se uma visão mais geral e simplificada da dieta, que pode misturar grupos de presas com características biológicas distintas dentro de cada categoria. Por outro lado, uma análise de alta resolução (espécies) permite uma visão mais específica e detalhada da dieta, revelando diferenças entre as presas.

Por exemplo, ao considerar um lagarto qualquer e analisar sua dieta em baixa resolução, é possível observar que ele consome insetos de várias ordens, o que sugere que ele é um animal generalista. No entanto, ao realizar uma análise mais detalhada, percebe-se que esse indivíduo se alimenta apenas de algumas espécies específicas de cada ordem em maior proporção que as outras, embora ainda seja considerado generalista, haverá uma redução na amplitude de seu nicho alimentar. Isso sugere que a espécie é mais seletiva em suas escolhas alimentares.

Por outro lado, se a espécie de lagarto consome apenas uma ordem de insetos utilizando uma análise de baixa resolução, poderíamos afirmar que ele tem uma dieta especialista, mas ao analisar com uma alta resolução, é possível notar que o indivíduo se alimenta de várias espécies dessa única ordem. Ou seja, haverá um aumento na amplitude de nicho comparado a baixa resolução, pois a espécie está sendo mais generalista nas suas escolhas alimentares.

Portanto, a precisão na avaliação da dieta das espécies e sua especialização alimentar aumenta à medida que utilizamos um maior número de categorias de presas. Assim, é crucial empregar a melhor resolução possível para captar as diferenças e semelhanças na utilização dos recursos alimentares pelos lagartos. Quanto mais detalhada for a análise, maior será nossa capacidade de compreender a seleção alimentar e os padrões de especialização desses animais.

Os resultados obtidos através do índice de Pianka revelaram que a sobreposição de nicho entre mesmas espécies nas duas áreas, variou conforme a resolução das categorias de presa consideradas foi aumentada. A análise de alta resolução (246 categorias) demonstrou uma diminuição significativa na sobreposição de nicho em comparação com a análise, em baixa resolução, utilizando apenas 19 itens. Esse resultado indica que, ao considerar uma maior

resolução nas categorias de presa, observa-se uma redução no compartilhamento de recursos alimentares entre as espécies.

A diferença observada pode ser explicada pelo uso de diferentes métodos de análise de presas. Na primeira análise, que utiliza uma baixa resolução (19 categoria), ocorre um agrupamento de espécies de presas em categorias mais amplas. Isso resulta em uma redução da variação na dieta das espécies de lagartos e aumenta a sobreposição entre elas. Por exemplo, lagartos diferentes podem estar se alimentando de diferentes espécies de insetos, mas como essas espécies são classificadas na mesma ordem, a análise não consegue distinguir as diferenças (PELLISSIER et al., 2018). Na segunda análise, em alta resolução (246 categorias), as espécies de presas são discriminadas em categorias mais específicas. Isso aumenta a variação na dieta das espécies de lagartos e diminui a sobreposição entre elas. Portanto, a análise mais detalhada revela uma maior seletividade alimentar, enquanto a análise mais generalizada encobre essa seletividade e sugere uma maior generalização alimentar por parte dos lagartos.

Para comparar a sobreposição de nicho trófico observada com a esperada ao acaso, foram gerados modelos nulos utilizando algoritmos do software EcoSimR (GOETLLI et al., 2015). Os modelos nulos foram construídos mantendo a riqueza e a frequência das categorias de presa, mas permutando aleatoriamente as associações entre as espécies de lagartos e as presas. Os valores observados de sobreposição de nicho foram então comparados com os intervalos de confiança dos valores esperados ao acaso gerados pelos modelos nulos. Os resultados obtidos através do índice de Pianka revelaram que a sobreposição de nicho entre espécies nas duas áreas foi significativamente maior o esperado caso elas se alimentassem de presas de forma aleatória, sem preferência. Isso sugere que as espécies estão segregando nicho independente da resolução utilizada.

Segundo a teoria do nicho ecológico, a sobreposição de nicho entre espécies simpátricas pode ser influenciada pela competição interespecífica, pela disponibilidade e diversidade de recursos no ambiente e pela história evolutiva das espécies (PIANKA, 1974; SCHOENER, 1974). À medida que o número de espécies se acumula, ocorre uma pressão crescente para que essas espécies se segreguem em uma variedade cada vez maior de dimensões ecológicas, a fim de preservar o mínimo de recursos necessário a sobrevivência dos indivíduos ao longo do tempo (SCHOENER, 1974). Esse processo de expansão e especialização dos nichos ecológicos é uma estratégia fundamental para evitar a competição direta e garantir a coexistência sustentável entre as espécies. Algumas dimensões ecológicas que podem ser usadas para a segregação de nicho

são o uso do espaço (por exemplo, diferentes microhabitats ou alturas na vegetação), o uso do tempo (por exemplo, diferentes períodos de atividade ou sazonalidade) e a dieta (por exemplo, diferentes fontes alimentares ou preferências alimentares) (PELEGRIN et al., 2021; PIANKA, 1973; PIANKA et al., 2017).

No entanto, a resolução das categorias de presa influenciou a magnitude da sobreposição de nicho. A redução da sobreposição de nicho quando considerados mais itens de presa pode indicar uma maior precisão na estimativa da dieta das espécies e uma maior partição de recursos entre as populações. Essa partição pode ser interpretada em termos de empacotamento de nicho, que mede como as espécies coexistem em um mesmo ambiente, utilizando os recursos disponíveis de forma eficiente e minimizando a competição (SCHOENER, 1974). Quanto menor a sobreposição de nicho entre as espécies, maior o empacotamento de nicho e vice-versa.

Deste modo, os valores observados nas duas resoluções indicam que há um maior empacotamento de nicho entre as espécies de lagartos quando consideradas mais categorias de presa. Isso sugere que as espécies são mais seletivas na escolha das suas presas e evitam a competição direta por recursos alimentares. Esse resultado é consistente com a teoria do nicho ecológico e com os estudos anteriores que mostraram que lagartos podem apresentar uma alta seletividade alimentar quando há uma grande diversidade de presas disponíveis no ambiente (PELLISSIER et al., 2018). Todavia, esse efeito só foi revelado pela análise com 246 itens de presa, que mostrou uma maior partição e empacotamento de nicho entre as espécies do que a análise com 19 itens. Isso indica que a resolução das categorias de presa é um fator importante para entender a ecologia trófica e a coexistência das espécies de lagartos.

Os resultados da análise de agrupamento hierárquico das 11 espécies de lagartos na área L, (Figura 5), mostram que as espécies são agrupadas de forma diferente de acordo com a resolução das categorias de presas. Na baixa resolução (19 categorias), no lado esquerdo do gráfico, as espécies se agrupam em dois grandes grupos principais. O primeiro grupo formado por *Gehyra variegata*, *Pogona minor*, *Ctenophorus isolepis* e *Varanus tristis*, que possuem uma dieta generalista. O segundo grupo, formado pelo restante das espécies, com uma dieta especializada em isópteros. Na alta resolução (246 categorias), as espécies passam a se dividir em três grandes grupos. O primeiro grupo é formado apenas por *Varanus tristis* que se alimenta em maior proporção de lagartos. O segundo grupo, formado por *Ctenotus calurus*, *Diplodactylus conspicillatus* e *Ctenotus pantherinus*, que são especialistas em isópteros. Já o terceiro grupo é

composto pelas demais espécies que consomem uma grande porcentagem de isópteros, mas também consomem espécies de outras ordens.

As linhas azuis que conectam as espécies nas duas árvores indicam as mudanças na dieta entre as resoluções. Algumas espécies mantiveram uma posição similar nas duas resoluções, como *Gehyra variegata*, enquanto outras sofrem mudanças drásticas, como *Varanus tristis*, que toma uma posição externa a todos os demais grupos quando analisado em alta resolução (246 categorias). O que significa que nossa interpretação sobre o real nicho que essa espécie está explorando varia de acordo com a resolução utilizada

Na área R (Figura 6), os resultados seguem os mesmos padrões da área L, embora apresentem pouca diferença em relação a mudança da composição dos grupos e na magnitude das mudanças na dieta. Em baixa resolução (19 categorias), as espécies se agruparam em três grandes grupos: um grupo no qual *Varanus tristis* com uma dieta generalista em vertebrados, o segundo grupo formado por *Diplodactylus conspicillatus*, *Ctenotus pantherinus*, *Ctenotus calurus* e *Rhynchoedura ornata*, que consumiam grande porcentagem de isópteros, e um terceiro grupo muito generalista, composto pelas demais espécies que se alimentavam de uma grande variedade de presas, desde plantas até vertebrados. Com uma alta resolução (246 categorias), as espécies apresentaram em uma divisão em três grupos: um composto por *Varanus tristis*, consumindo uma grande proporção de outros lagartos, o segundo grupo formado por *Ctenotus pantherinus*, *Ctenotus calurus*, *Diplodactylus conspicillatus* e *Rhynchoedura ornata* permanecendo consumindo grande proporção de isópteros e o terceiro grupo, formado pelas demais espécies com dieta mais generalista.

É possível perceber que, embora os grandes grupos permaneçam os mesmos, existem diferenças notáveis nas linhas que conectam as espécies nos dois dendrogramas. A maioria das espécies apresentaram rearranjos nas posições de proximidade na dieta, com exceção de *V. tristis* e *R. ornata*, que mantiveram uma posição semelhante em ambas as resoluções.

Ao analisar os dois dendrogramas em relação às áreas, podemos notar outras diferenças significativas. A diversidade de grupos apresenta variações notáveis entre as resoluções, indicando uma composição distinta de espécies em cada área. Essas divergências podem ser atribuídas às diferentes disponibilidades de presas em cada região, levando as espécies a se adaptarem de maneira única às condições específicas do ambiente local (COSTA et al., 2008).

Além dos resultados apresentados, é importante considerar outros pontos relevantes para estudos de ecologia trófica de lagartos. Por exemplo, habitats e estações do ano, disponibilidade

de presa, bem como avaliar os efeitos de fatores ambientais. Apesar de análises com alta resolução terem se mostrado muito mais eficientes, convém explorar a viabilidade de utilizar resoluções a nível de espécies na análise de nicho trófico, avaliando as vantagens e desvantagens dessa abordagem.

É importante considerar os valores nutricionais dos itens de presa. Por exemplo, uma espécie de lagarto consome uma determinada espécie de formiga em uma área e em outra área distinta existe uma segunda espécie de formiga mais abundante, se as duas espécies de formigas têm o mesmo comportamento, características e o mesmo valor nutricional, não faz diferença para o lagarto comer uma ou outra. Isso significa que o lagarto pode consumir a espécie de formiga que estiver mais disponível no ambiente, sem ser seletivo ou especialista em uma espécie específica, e sim no valor nutricional que ela oferece.

Esse exemplo pode ser utilizado para explicar por que os valores de amplitude e sobreposição de nicho de uma espécie variam entre as duas comunidades desse estudo. Por exemplo *Ctenotus quattuordecimlineatus* em análise de baixa resolução (19 itens presa) obteve amplitude de nicho com índice de 0,34 na área R e 0,04 na área L.

Além disso, as áreas L e R podem funcionar como réplicas para testar nossa hipótese, permitindo comparações entre as comunidades. Essas comparações entre áreas também nos ajudam a avaliar outras questões relacionadas às categorias consumidas pelos lagartos, como os agrupamentos hierárquicos, que mudam independentemente do nível de resolução utilizado. Portanto, essas comparações são essenciais para uma compreensão abrangente das interações ecológicas nesse contexto.

Outro aspecto a ser considerado no detalhamento das categorias de presa é a detecção de mudanças alimentares sazonais. Em muitos ecossistemas, as disponibilidades alimentares podem variar sazonalmente, afetando a dieta dos lagartos ao longo do tempo (NUNES et al., 2022). O uso de um nível mais alto nas categorias de presa permite identificar quais presas são consumidas em diferentes épocas do ano e como a preferência alimentar pode variar sazonalmente, mas não garante que o animal é especialista em uma determinada espécie ou não.

Sendo assim, é fundamental reconhecer que a resolução das categorias de presa não é uma abordagem única e definitiva. A escolha da resolução adequada depende de fatores ecológicos, como a escala espacial do estudo e as características taxonômicas dos lagartos em questão. Em estudos de comunidades de lagartos em uma escala regional, por exemplo, uma resolução mais baixa pode fornecer uma visão geral da dieta de várias espécies, enquanto

estudos em escala local ou com espécies especialistas podem exigir uma resolução mais alta para capturar nuances nas interações tróficas.

5. Considerações finais

Esse estudo mostra que a resolução da dieta é um fator importante para estimar a sobreposição de nicho e que diferentes resoluções podem levar a diferentes interpretações dos padrões ecológicos na comunidade. No entanto, existem limitações e vantagens em cada abordagem. A análise com uma resolução mais baixa pode ser mais simples e rápida de realizar, mas pode perder informações relevantes sobre a seletividade e a especialização alimentar dos lagartos.

A análise com uma resolução mais alta pode ser mais complexa e demorada de realizar, mas pode fornecer informações mais detalhadas e precisas sobre a utilização dos recursos alimentares pelos lagartos.

Para estudos ecológicos de comunidades é importante uma escolha cuidadosa da resolução dos itens presa na análise de nicho trófico para obter uma compreensão mais precisa das interações entre as espécies, dados mais detalhados e com melhor resolução podem ajudar a evitar interpretações errôneas e garantir que as análises de nicho trófico sejam feitas de maneira mais robusta e confiável.

Esse estudo contribui para o avanço do conhecimento sobre a ecologia trófica de lagartos, fornecendo evidências empíricas da influência da resolução dos itens presa na análise de nicho trófico. Espera-se que esse trabalho possa servir de base para futuras pesquisas sobre a diversidade e a conservação dos lagartos.

Como sugestões para trabalhos futuros, seria interessante realizar estudos comparando os resultados obtidos com diferentes resoluções de itens presa com outras medidas de nicho trófico, como a diversidade ou a redundância funcional. Isso permitiria uma avaliação mais abrangente das interações tróficas nas comunidades de lagartos, explorando diferentes aspectos do nicho trófico e sua relação com a estrutura ecológica.

Aplicar a mesma metodologia em outras comunidades de lagartos ou em outros grupos taxonômicos que apresentem variação na dieta. Investigar se os padrões encontrados neste estudo são generalizáveis e se mantêm em diferentes contextos ecológicos ampliaria nosso entendimento sobre a ecologia do nicho trófico.

Investigar os fatores ambientais ou biológicos que influenciam a escolha dos itens presa pelos lagartos e como eles afetam a sobreposição de nicho trófico. Explorar a relação entre os fatores do ambiente, como disponibilidade de recursos, competição e interações predador-presa, e as estratégias alimentares dos lagartos forneceria informações valiosas sobre os mecanismos subjacentes aos padrões observados.

Essas sugestões de pesquisas futuras ampliam o escopo deste estudo e podem fornecer compreensões adicionais sobre a ecologia do nicho trófico em comunidades de lagartos. Ao explorar essas direções de pesquisa, poderemos obter uma compreensão mais completa das interações ecológicas e dos fatores que moldam a estrutura das comunidades de animais.

6. Referências bibliográficas

- BOUCHARD, Patrice; SMITH, Andrew B. T.; DOUGLAS, Hume; et al. Biodiversity of Coleoptera. In: FOOTITT, Robert G.; ADLER, Peter H. (Orgs.). **Insect Biodiversity**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2017, p. 337–417. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781118945568.ch11>>. Acesso em: 11 maio 2023.
- COLWELL, Robert K.; FUTUYMA, Douglas J. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. **Ecology**, v. 52, n. 4, p. 567–576, 1971.
- COSTA, Gabriel C.; MESQUITA, Daniel O.; COLLI, Guarino R.; et al. Niche Expansion and the Niche Variation Hypothesis: Does the Degree of Individual Variation Increase in Depauperate Assemblages? **The American Naturalist**, v. 172, n. 6, p. 868–877, 2008.
- GRINNELL, Joseph. The Niche-Relationships of the California Thrasher. **The Auk**, v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.
- GOTELLI, Nicolas. J.; ENTSMINGER, Gary. L. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 281–291, 2006.
- GOTELLI, Nicholas J.; ELLISON, Aaron M. EcoSimR: Null Model Analysis for Ecological Data. R package version 0.1.0. 2015. 178 p.df.
- HURLBERT, Stuart H. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. **Ecology**, v. 59, n. 1, p. 67–77, 1978.
- KASSAMBARA, A.; MUNDT, F. Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. 2020. 178 p.
- NOVAKOWSKI, G. C.; HAHN, N. S.; FUGI, R. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a Pantanal pond. **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 4, p. 567–576, 2008.
- NUNES, Sara F; MOTA-FERREIRA, Mário; SAMPAIO, Marta; *et al.* Trophic niche changes associated with the eradication of invasive mammals in an insular lizard: an assessment using isotopes. **Current Zoology**, v. 68, n. 2, p. 211–219, 2022.
- PASTORE, Abigail I.; BARABÁS, György; BIMLER, Malyon D.; et al. The evolution of niche overlap and competitive differences. **Nature Ecology & Evolution**, v. 5, n. 3, p. 330–337, 2021.
- PELEGRIN, N.; CHANI, J.M.; ECHEVARRIA, A.L.; et al. Habitat degradation may affect niche segregation patterns in lizards. **Acta Oecologica**, v. 51, p. 82–87, 2013.
- PELEGRIN, Nicolás; MESQUITA, Daniel Oliveira; ALBINATI, Pâmela; et al. Extreme specialization to rocky habitats in *Tropidurus* lizards from Brazil: Trade-offs between a fitted ecomorph and autoecology in a harsh environment. **Austral Ecology**, v. 42, n. 6, p. 677–689, 2017.

PELEGRIN, Nicolás; WINEMILLER, Kirk O.; VITT, Laurie J.; et al. How do lizard niches conserve, diverge or converge? Further exploration of saurian evolutionary ecology. **BMC Ecology and Evolution**, v. 21, n. 1, p. 149, 2021.

PELLISSIER, Vincent; BARNAGAUD, Jean-Yves; KISSLING, W. Daniel; et al. Niche packing and expansion account for species richness-productivity relationships in global bird assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 5, p. 604–615, 2018.

PIANKA, Eric R. Niche Overlap and Diffuse Competition. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 71, n. 5, p. 2141–2145, 1974.

PIANKA, Eric R. The Structure of Lizard Communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 4, n. 1, p. 53–74, 1973.

PIANKA, Eric R.; GOODYEAR, Stephen E. Lizard responses to wildfire in arid interior Australia: Long-term experimental data and commonalities with other studies: LIZARD RESPONSES TO WILDFIRE. **Austral Ecology**, v. 37, n. 1, p. 1–11, 2012.

PIANKA, Eric R.; VITT, Laurie J.; PELEGRIN, Nicolás; et al. Toward a Periodic Table of Niches, or Exploring the Lizard Niche Hypervolume. **The American Naturalist**, v. 190, n. 5, p. 601–616, 2017.

REVELL, L. J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). In: *Methods in ecology and evolution*. v. 3, p. 217–223, 2012.

RICKLEFS, R. E. **Economia da Natureza**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

ROUAG, R.; DJILALI, H.; GUERAICHE, H.; et al. Resource partitioning patterns between two sympatric lizard species from Algeria. **Journal of Arid Environments**, v. 69, n. 1, p. 158–168, 2007.

SCHOENER, Thomas W. Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. **Science**, v. 185, n. 4145, p. 27–39, 1974.

STORK, Nigel E. How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? **Annual Review of Entomology**, v. 63, n. 1, p. 31–45, 2018.

TEJERO-CICUÉNDEZ, Héctor; TARROSO, Pedro; CARRANZA, Salvador; et al. Desert lizard diversity worldwide: Effects of environment, time, and evolutionary rate. **Global Ecology and Biogeography**, v. 31, n. 4, p. 776–790, 2022.

WINEMILLER, Kirk O.; PIANKA, Eric R. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecological Monographs**, Washington, v. 60, n. 1, p. 27–55, Mar. 1990.

Australia Data | Desert Lizard Database for the 21st Century. Disponível em: <<https://desertlizards.cns.utexas.edu/australia-data>>. Acesso em: 11 março 2023.

Methods | Desert Lizard Database for the 21st Century. Disponível em: <<https://desertlizards.cns.utexas.edu/methods>>. Acesso em: 11 março 2023.

Study Sites -- Zoom in for Detail. Google My Maps. Disponível em: <<https://www.google.com/maps/d/viewer?mid=1RW-TvLfWLLAmsnqhdsEj7k7eiTY&hl=en>>. Acesso em: 16 março 2023.