



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Daniel Cunha Passos

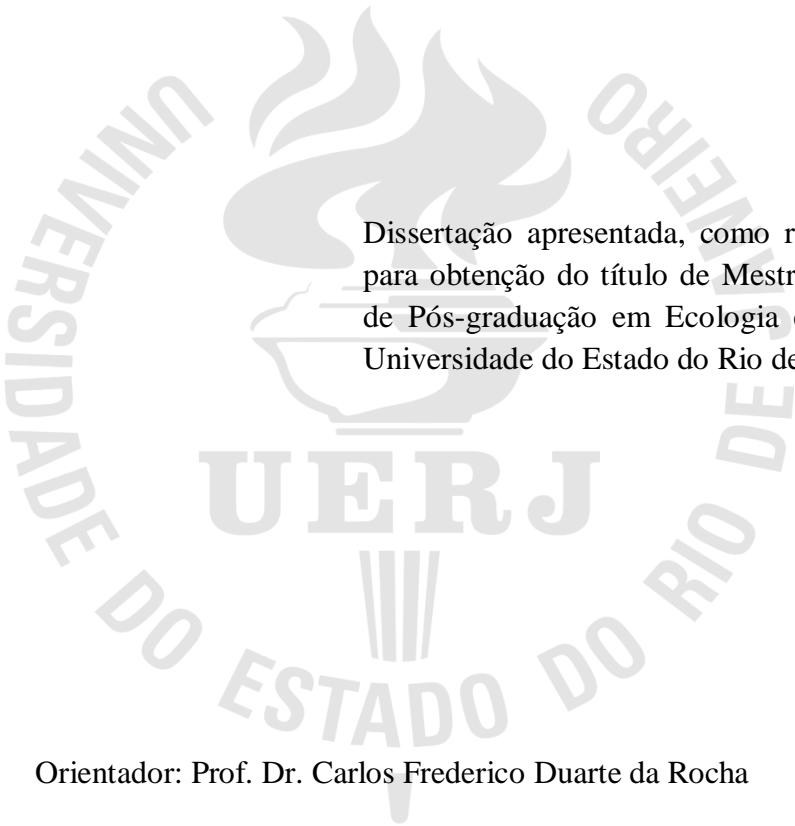
**Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus*
(Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil**

Rio de Janeiro

2014

Daniel Cunha Passos

**Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus*
(Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil**



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha

Coorientador: Prof. Dr. Conrado Aleksander Barbosa Galdino

Rio de Janeiro

2014

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

P289 Passos, Daniel Cunha.
Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil / Daniel Cunha Passos. – 2014.
70 f.: il.

Orientador: Carlos Frederico Duarte da Rocha.
Coorientador: Conrado Aleksander Barbosa Galdino.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.
Inclui bibliografia

1. Lagarto - Ecologia - Ceará - Teses. 2. *Tropidurus* - Teses. 3. Ecologia- Teses. I. Rocha, Carlos Frederico Duarte da. II. Galdino, Conrado Aleksander Barbosa. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título

CDU 598.112(813.1)

Autorizo para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Daniel Cunha Passos

**Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus*
(Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 3 de fevereiro de 2014.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha (Orientador)

Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ

Prof^a. Dra. Gisele Regina Winck

Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ

Prof^a. Dra. Laura Verrastro Viñas

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Rio de Janeiro

2014

DEDICATÓRIA

Dedico esta obra à minha amada mãe, Nadja, e ao meu querido irmão, Secundino, que foram a razão de todo meu empenho ao longo do mestrado. Por vocês eu derramaria as mesmas gotas de suor, sangue e lágrima para lhes oferecer essa conquista.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar a **Deus**, por todas as bênçãos e dádivas concedidas a mim, especialmente pela proteção, orientação e pelas maravilhosas oportunidades nesta vida.

À minha amada mãe, **Nadja**, por sua incansável dedicação na minha formação inicial, pelo esmerado esforço em sempre me fazer feliz e pelo exemplo de coragem e resignação diante de todas as adversidades. Ao meu irmão mais “novo”, **Secundino**, que considero um filho, por ser sempre tão amável e compreensivo. Vocês dois foram meu maior estímulo durante cada instante deste mestrado e continuam sendo a razão maior da minha busca por sucesso profissional. Ao meu pai e ídolo, **Cesar**, que jamais deixou de me vigiar, pela companhia e aconselhamento nos momentos mais difíceis. À minha querida irmã **Cristiani**, por todo o carinho e amor, e por ter me ensinado cada vez mais o valor da família. Ao meu cunhado, **Ernany**, pelo respeito e consideração de sempre, e à minha querida sobrinha **Heloísa**, por perpetuar nossa união familiar. Agradeço a todos vocês por terem suportado as dificuldades na minha ausência, e ainda assim, sempre me apoiarem nesta caminhada.

À minha amada companheira, **Laís**, primeiramente por toda a amizade e o amor desvencilhados desde o momento em que nos conhecemos, ainda em 2007. Em especial, obrigado por me acolher em seu colo quando esmorecido, por me acalmar com suas mãos sempre que me irritava e por me confortar com palavras encorajadoras nos momentos de desilusão. Sem sua companhia e atenção incondicionais, esse período teria sido indubitavelmente mais difícil, senão intolerável. Agradeço também pela sua extrema atenção na revisão ortográfica deste texto, bem como por sua inestimável ajuda na formatação final deste documento. Suas contribuições foram essenciais para o atual estado desta obra.

Aos meus tios, **Diana** e **Francisco**, pela imensa atenção e pelo apoio de sempre, todas as vezes que precisei estar no Rio de Janeiro. Sem a ajuda de vocês, seria impossível eu ter cursado meu mestrado na “cidade do vearrde”. Às minhas primas **Gabriela** e **Juliana**, pela excelente receptividade e pelo acolhimento fraterno de sempre, como se nós fossemos velhos amigos. Obrigado por me deixarem tão à vontade e por todos os conselhos sobre viver no Rio.

Às minhas tias **Ana** e **Silvia**, por toda a preocupação comigo, por me apoiarem tantas vezes durante o mestrado e, principalmente, por auxiliarem minha mãe e irmãos em todos os momentos de dificuldades. Vocês constituem elos indispensáveis na minha rede familiar.

Ao meu fiel amigo, **Pedro**, por me acompanhar, mesmo que à distância, em mais esta árdua caminhada. Suas reflexões e ensinamentos continuam sendo cruciais em minha vida.

Ao meu orientador, Prof. Dr. **Carlos Frederico Duarte da Rocha**, por me conceder a oportunidade de fazer parte do seu grupo de pesquisa no Laboratório de Ecologia de Vertebrados, pela extrema atenção em todos os momentos, pelo incondicional incentivo para desenvolver minhas pesquisas e, sobretudo, pela indubitável confiança que me possibilitou realizar o presente trabalho com meus lagartos favoritos (*Tropidurus semitaeniatus*), na Caatinga cearense. Prof. Fred, eu garanto que suas sábias palavras e imensuráveis contribuições à minha formação de mestre não serão esquecidas e lhe asseguro meu comprometimento em perpetuar o legado do maior ecólogo de lagartos do Brasil.

Ao meu amigo e co-orientador, Prof. Dr. **Conrado Aleksander Barbosa Galdino**, pela constante presença desde os primórdios desta pesquisa, pelas suas imprescindíveis contribuições ao longo do desenvolvimento deste trabalho, pelo apoio de sempre nos momentos de dificuldade e pelas inúmeras oportunidades de colaboração e aprendizado em pesquisas paralelas ao mestrado. Sensei Galdino, eu sou imensamente grato por você ter acreditado no meu potencial e por ter investido no meu crescimento profissional. Sinto-me honrado em ser seu discípulo e espero fazer jus a toda sua dedicação.

À estimada Profa. Dra. **Monique Van Sluys**, por ter me permitido acessar suas preciosas separatas de artigos sobre área de vida de lagartos, que me possibilitaram acessar referências importantes de difícil acesso. Em especial, agradeço por ter aceitado revisar minha dissertação e por seus valiosos conselhos para o aprimoramento do presente trabalho.

Aos membros convidados à comissão de avaliação da minha dissertação, Profa. Dra. **Gisele Regina Winck**, Profa. Dra. **Laura Verrastro Vinas** e Profa. Dra. **Maja Kajin**, por aceitarem participar da minha banca de defesa, me concedendo a valorosa oportunidade de acessar suas críticas e sugestões sobre esta dissertação. Seus comentários foram muito importantes para o aperfeiçoamento do trabalho final.

Ao meu ídolo Prof. Dr. **Laurie Vitt**, por todas suas contribuições à herpetofauna tropical e, em especial, à Caatinga. Mas, sobretudo, por suas detalhadas observações sobre o comportamento social de *Tropidurus semitaeniatus* que constituíram o estímulo inicial para realização desta pesquisa, além de terem sido fundamentais para interpretação dos resultados.

Aos amigos e colaboradores do **Grupo de Pesquisa em Ecologia Comportamental de Lagartos Neotropicais – NeoLiBe** da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais e do **Núcleo Regional de Ofiologia – NUROF** da Universidade Federal do Ceará, por todo o suporte logístico e intelectual nestes últimos dois anos. Em especial, aos colegas que me auxiliaram em campo: **Luan Pinheiro, Gabriela Melo, Castiele Holanda e Djan Zanchi**.

Aos funcionários e moradores da **Fazenda Experimental Vale do Curu**, pela extrema atenção durante as pesquisas em Pentecoste, pelos momentos de diversão e descontração e, por me tornar ciente do potencial de conhecimentos retidos pelas populações tradicionais.

Aos estimados professores do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, em especial a **Carlos Frederico Rocha, Maria Alice Alves, Helena Bergallo, Gisele Winck, Maja Kajin, Bruno Rosado, Oscar Barbosa, Carla Siqueira, Mauricio Gomes e Gisele Hajdu** por todas as contribuições diretas e indiretas à minha formação de mestre em ecologia e evolução.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Ecologia de Vertebrados pela afetuosa companhia e por propiciar um ambiente de trabalho extremamente prazeroso e produtivo durante os últimos dois anos. Em especial, agradeço à atenciosa receptividade realizada pelas capixabas **Jane Oliveira e Livia Coco**, à sempre alegre e descontraída energia dos sacis, **Marlon Almeida-Santos e Rafael Laia**, a todos os conhecimentos aprendidos com lagartólogas **Gisele Winck e Vanderlaine Menezes**, além da oportunidade de conviver com grandes pesquisadores como **Davor Vrcibradick e Mara Kiefer**.

Aos colegas de turma do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução, especialmente às amigas, **Críscia “Franca” Cesconetto, Karla “Shark” Soares, Livia “Smile” Dias e Marina “Tô ssuando” Zaluar**, pelo agradável convívio durante o curso do mestrado e pela oportunidade de aprender indiretamente com suas pesquisas.

Aos funcionários da coordenação do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, **Henrique e Sonia**, pela extrema atenção em todos os momentos que precisei e pelo exemplo de profissionais dedicados em cumprir suas funções sempre com inestimável competência.

À coordenação do **Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais** e do curso **Ecologia da Floresta Amazônica**, pela oportunidade de participar desta experiência inesquecível e pela enorme contribuição à minha formação profissional. Agradeço aos coordenadores, professores, monitores, funcionários e colegas do **EFA 2012**, em especial, aos professores **Mike Hopkins, Jansen Zuanon, Glauco Machado e Paulo Peixoto**, por proporcionarem imensuráveis contribuições à minha formação intelectual.

Ao professor **Marco Mello**, do Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais, pela oportunidade de aprender sobre redes ecológicas complexas e, principalmente, pelas importantes reflexões sobre a Ciência, a vida acadêmica e o ser pesquisador.

À equipe mantenedora do ambiente para computação estatística **R**, especialmente seus idealizadores **Robert Gentleman** e **Ross Ihaka**, plataforma que me permitiu aprender verdadeiramente e realizar gratuitamente as análises estatísticas e espaciais de área de vida, me livrando de custos financeiros para aquisição de softwares comerciais. Particularmente, sou imensamente grato aos criadores dos pacotes específicos de análises espaciais utilizados neste estudo: **Clement Calenge** pelo pacote ‘adehabitatHR’, **Roger Bivand** e **Rundel Colin** pelo pacote ‘rgeos’, e **Adrian Baddeley** e **Rolf Turner** pelo pacote ‘spatstat’.

À equipe mantenedora do gerenciador de referências **Mendeley**, especialmente seus criadores **Jan Reichelt**, **Victor Henning** e **Paul Föckler**, ferramenta que me permitiu acessar, organizar, manipular, citar e referenciar as obras bibliográficas utilizadas nesta dissertação de modo eficiente e agradável.

Aos colegas e amigos do grupo **Wikiherps**, portal digital no qual herpetólogos do mundo todo compartilham referências bibliográficas cujo acesso é limitado ou restrito. A colaboração de vocês foi crucial para o embasamento bibliográfico da minha dissertação.

Às agências de fomento que financiaram meu vínculo na pós-graduação: **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES** pela bolsa de mestrado em 2012 e **Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro – FAPERJ** pela bolsa Nota 10 em 2013.

Por fim, agradeço a todos que consciente ou inconscientemente contribuíram para minha formação durante o mestrado e, em especial, para a realização desta pesquisa.

Faz como o camaleão quando anda: olha sempre para frente,
mas ao mesmo tempo não deixes de ver o que passa atrás de ti.

Raymond Decary

RESUMO

PASSOS, Daniel Cunha. *Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil*. 2014. 70 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2014.

A área de vida pode ser definida como o espaço físico necessário para um animal desempenhar as atividades essenciais para sua sobrevivência, desenvolvimento e reprodução. O conhecimento sobre área de vida é essencial para a compreensão dos processos que regem o uso do espaço e a organização social em populações animais. Neste estudo, investigamos aspectos das áreas de vida do lagarto saxícola, endêmico da Caatinga, *Tropidurus semitaeniatus*, avaliando possíveis variações intersexuais, ontogenéticas e sazonais nos tamanhos das áreas de vida, bem como elementos da organização social da espécie. A área de estudo consistiu em uma área típica de Caatinga *stricto sensu*, localizada no município de Pentecoste - Ceará. Realizamos coletas em dois afloramentos rochosos, nos quais demarcamos pontos de referência a cada cinco metros. Coletamos os lagartos residentes nestes afloramentos, registrando, para cada indivíduo, o sexo e o tamanho rostro-cloacal (mm), e posteriormente, identificando-o com marcação única. Vistoriamos cada afloramento durante 20 dias em cada estação (chuvosa e seca), respectivamente em junho e dezembro de 2011, realizando recapturas visuais e coletando registros de posições espaciais de cada indivíduo. Estimamos as áreas de vida pelo método do Polígono Convexo Mínimo, para os indivíduos recapturados pelo menos seis vezes. Obtivemos 56 áreas de vida, das quais 10 foram de machos, 20 de fêmeas e 26 de jovens. Não existiu relação entre os tamanhos das áreas de vida e os comprimentos rostro-cloacais dos indivíduos. Não houve diferenças sexuais, ontogenéticas ou sazonais nos tamanhos das áreas de vida. Contudo, o espaçamento entre as áreas de vida foi menor durante a estação chuvosa e a maioria das sobreposições entre áreas de vida também ocorreu neste período. Ao todo, registramos 81 sobreposições de áreas de vida, sendo estas mais frequentes entre fêmeas e jovens e menos frequentes entre pares de machos. A proporção da área de vida total sobreposta com outro indivíduo foi maior entre pares de fêmeas e menor entre pares de machos. Os machos estiveram associados em média com 1,5 fêmeas, possuindo de zero a sete áreas de vida de fêmeas sobrepostas com suas áreas de vida. O número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida de machos esteve positivamente associado ao tamanho dos machos. Por outro lado, não houve associação entre o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida de machos e os tamanhos das áreas de vida dos machos correspondentes. Em suma, à luz do conhecimento acumulado sobre a história natural do organismo de estudo, acreditamos que sua extrema especificidade por ambientes rochosos e a disponibilidade limitada de habitats adequados à ocupação constituem fatores preponderantes na determinação dos padrões singulares de uso do espaço e organização social em *T. semitaeniatus*.

Palavras-chave: Ecologia espacial. Área de vida. Uso do espaço. Organização social. *Tropidurus*. Lagartos. Squamata. Caatinga. Nordeste. Brasil.

ABSTRACT

PASSOS, Daniel Cunha. *Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) in Caatinga area, Northeastern Brazil*. 2014. 70 f.: il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2014.

The home range may be defined as the physical space required for an animal to perform the essential activities for its survival, development and reproduction. The knowledge on home range is essential to understanding the processes that govern the use of space and the social organization in animal populations. Herein, we investigated home range aspects of the saxicolous lizard, endemic from Caatinga, *Tropidurus semitaeniatus*, evaluating possible intersexual, ontogenetic and seasonal variations in home range size, as well as elements of the social organization of the species. The study area was a typical Caatinga *stricto sensu* area, located in Pentecoste municipality - Ceará. We performed sampling at two rocky outcrops, where we defined reference marks each five meters. We collect the lizards living in these outcrops, recording for each individual, the sex and snout-vent length (mm), and subsequently, identifying it with unique marking code. We scanned each outcrop for 20 days in each season (rainy and dry), respectively on June and December 2011, performing visual recaptures and collecting records of spatial positions of each individual. We estimated the home range size by Minimum Polygon Convex method, for individuals recaptured at least six times. We obtained 56 home range areas, of which 10 males, 20 females and 26 juveniles. There was no relationship between home range size and snout-vent length of individuals. There were no sexual, ontogenetic or seasonal differences in home range size. However, the spacing between home range areas was lowest during the rainy season and the most of the home range overlaps also occurred in this period. Overall, we recorded 81 home range overlaps, which were more frequent between females and juveniles and less frequent among pairs of males. The proportion of the total home range overlapped with another individual was highest among pairs of females and lowest among pairs of males. Males were associated on average with 1.5 females, having from zero to seven females home range overlapped with their own home ranges. The number of female home ranges overlapped with male ones was positively associated with the body size of males. Moreover, there was no association between the number of female home ranges overlapped with male ones and the home range size of the corresponding males. In conclusion, in the light of accumulated knowledge about the natural history of the studied organism, we believe that their extreme specificity to the rocky environments and restricted availability of suitable habitats for its occupation are important factors in determining patterns of use of space and social organization in *T. semitaeniatus*.

Keywords: Spatial ecology. Home range. Space use. Social organization. *Tropidurus*. Lizards. Squamata. Caatinga. Northeastern. Brazil.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Vista dorsal de um indivíduo adulto de *Tropidurus semitaeniatus*, evidenciando o padrão de coloração da população que ocorre em Pentecoste, Ceará, Brasil..... 19
- Figura 2 – Vista lateral de um indivíduo adulto de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil, evidenciando o intenso achatamento corpóreo típico da espécie. .. 19
- Figura 3 – Localização geográfica da área de estudo, situada no município de Pentecoste (estrela), região norte do estado do Ceará, Nordeste do Brasil. 21
- Figura 4 – Diagrama ombrotérmico (médias históricas de 1970 a 2010) da área de estudo, situada em Pentecoste, Ceará, Brasil. A linha contínua representa a pluviosidade e a linha pontilhada representa a temperatura. 21
- Figura 5 – Afloramento rochoso formado por aglomerados ígneos e metamórficos em Pentecoste, Ceará, Brasil, evidenciando as dimensões variadas das rochas nos sítios de estudo. 23
- Figura 6 – Fissuras e frestas presentes nos afloramentos rochosos de Pentecoste, Ceará, Brasil. 23
- Figura 7 – Demarcação dos sítios de estudo em Pentecoste, Ceará, Brasil, com pontos de referências (+) a cada 5 metros e localização das rochas (delimitadas em cinza). Grade A (1600 m²) à esquerda e grade B (900 m²) à direita. 24
- Figura 8 – Relação entre o tamanho da área de vida (m² em log) e o número de registros de posições espaciais em *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. Note que os tamanhos das áreas de vida não se alteram substancialmente a partir de seis registros de posição. 30
- Figura 9 – Comprimento rostro-cloacal (mm) em jovens, fêmeas e adultos de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. 32
- Figura 10 – Relação entre o tamanho da área de vida (m² em log) e o comprimento rostro-cloacal (mm) em jovens (quadrados), fêmeas (triângulos) e machos (círculos) de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. 32
- Figura 11 – Tamanhos das áreas de vida (m² em log) de fêmeas e machos adultos de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. 33
- Figura 12 – Tamanhos das áreas de vida (m² em log) de jovens e adultos de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. 34
- Figura 13 – Riqueza (número de morfotipos) das categorias de presas potenciais disponíveis para *Tropidurus semitaeniatus* em Pentecoste, Ceará, Brasil, durante as estações chuvosa e seca. 36

Figura 14 – Abundância (número de indivíduos) das categorias de presas potenciais disponíveis para <i>Tropidurus semitaeniatus</i> em Pentecoste, Ceará, Brasil, durante as estações chuvosa e seca.	37
Figura 15 – Tamanhos das áreas de vida (m ² em log) de <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil, nas estações chuvosa e seca.	38
Figura 16 – Cenários de disposição das áreas de vida de <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil, na grade A, nas estações chuvosa (esquerda) e seca (direita). Linha contínua = machos; linha tracejada = fêmeas, linha pontilhada = jovens. Escala equivalente a 5 m.	40
Figura 17 – Cenários de disposição das áreas de vida de <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil, na grade B, nas estações chuvosa (esquerda) e seca (direita). Linha contínua = machos; linha tracejada = fêmeas, linha pontilhada = jovens. Escala equivalente a 5 m.	41
Figura 18 – Frequência relativa de ocorrência de sobreposições de áreas de vida entre os segmentos sociais (jovens, fêmeas e machos) de <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil. Os números sobre as colunas indicam o tamanho amostral para cada tipo de sobreposição.....	42
Figura 19 – Proporção média da área de vida total sobreposta a outro indivíduo, em cada tipo de sobreposição de áreas de vida entre os segmentos sociais (jovens, fêmeas e machos) de <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil. Os números sobre as colunas indicam o tamanho amostral para cada tipo de sobreposição. ...	42
Figura 20 – Número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida dos machos, nas estações chuvosa e seca, em <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil.	43
Figura 21 – Associação entre o tamanho corpóreo (mm) dos machos e o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às suas áreas de vida, em <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil.	44
Figura 22 – Associação entre o tamanho das áreas de vida (m ² em log) dos machos e o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às suas áreas de vida, em <i>Tropidurus semitaeniatus</i> de Pentecoste, Ceará, Brasil.	44
Figura 23 – Comparação interespecífica e intersexual dos tamanhos de área de vida (m ² em log) de <i>Tropidurus</i> . Números sobre as colunas indicam o tamanho amostral para cada sexo.	53

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	14
1 MÉTODOS	18
1.1 Área de estudo	20
1.2 Procedimentos	21
1.3 Análises	26
2 RESULTADOS	29
2.1 Acumulação amostral	29
2.2 Área de vida e tamanho corpóreo	31
2.3 Área de vida e sexo	33
2.4 Área de vida e ontogenia	34
2.5 Área de vida e sazonalidade	35
2.6 Área de vida e organização social	38
3 DISCUSSÃO	45
3.1 Filopatria	45
3.2 Área de vida e tamanho corpóreo	45
3.3 Área de vida e sexo	46
3.4 Área de vida e ontogenia	47
3.5 Área de vida e sazonalidade	48
3.6 Área de vida e organização social	50
3.7 Área de vida no gênero <i>Tropidurus</i>	52
3.8 Perspectivas metodológicas	54
CONSIDERAÇÕES FINAIS	55
REFERÊNCIAS	56
APÊNDICE A – Roteiro de comandos para estimar e visualizar as áreas de vida pelo método do polígono convexo mínimo na plataforma R.	64
APÊNDICE B – Roteiro de comandos para calcular as sobreposições entre áreas de vida baseadas no método do polígono convexo mínimo na plataforma R.....	66
APÊNDICE C – Roteiro de comandos para calcular o espaçamento entre áreas de vida vizinhas na plataforma R.....	68

INTRODUÇÃO

Charles Darwin reportou uma propriedade fundamental do comportamento dos animais, observando que os organismos não estavam aleatoriamente distribuídos no espaço, mas que, na verdade, restringiam seus movimentos a áreas muito menores do que o seu potencial de deslocamento (Darwin 1859). Esta observação reflete a tendência dos animais a se estabelecerem em lugares específicos, limitando suas atividades a determinados locais. Para que este processo ocorra, é necessário que os indivíduos percebam a heterogeneidade do ambiente à sua volta e sejam capazes de selecionar porções do habitat mais adequadas à sua sobrevivência e reprodução (Morris 2003). Neste contexto de estabelecimento espacial em sítios específicos, insere-se o conceito de área de vida.

A área de vida é historicamente definida como o local em que um animal habitualmente vive e realiza suas atividades normais, excetuando os locais ocasionalmente visitados (Burt 1943; Brown e Orians 1970). Apesar das recentes críticas à imprecisão deste conceito (Fieberg e Börger 2012; Powell e Mitchell 2012), parece consenso que a área de vida inclui o espaço físico necessário para um animal desempenhar as atividades fundamentais para sua sobrevivência, desenvolvimento e reprodução (Mitchell e Powell 2012; Spencer 2012). Portanto, estas porções do habitat devem conter elementos imprescindíveis para os organismos, tais como recursos alimentares, refúgios contra predadores e parceiros sexuais.

O estudo dos padrões espaciais em animais é essencial para a compreensão de diversos processos ecológicos (Loehle 1990). Uma vez que as áreas de vida expressam as respostas dos organismos às condições e aos recursos ambientais disponíveis, seu conhecimento contribui para o entendimento dos mecanismos que determinam o uso do espaço por animais (Börger et al. 2008). Além disso, tendo em vista que a distribuição espacial dos indivíduos é profundamente influenciada pelas interações intraespecíficas, a disposição das áreas de vida de coespecíficos simpátricos revela propriedades fundamentais da estrutura e organização dos sistemas sociais (Brown e Orians 1970). Por fim, considerando que as áreas de vida são importantes indicadores das necessidades exigidas por um animal, seus resultados podem ser aplicados para delinear estratégias de conservação (Mace e Harvey 1983).

Os lagartos têm sido amplamente utilizados em estudos ecológicos (Huey et al. 1983; Vitt e Pianka 1994; Reilly et al. 2007; Lutterschmidt 2013). Isto se deve, em parte, à elevada abundância, facilidade de amostragem e taxonomia relativamente bem estabelecida de várias

espécies (Rocha 1994). Especificamente no âmbito do uso do espaço, estes organismos apresentam várias características que os tornam particularmente adequados para investigar processos e padrões espaciais. Primeiramente, a maioria das espécies é diurna e muitas delas ocorrem em ambientes abertos, o que viabiliza a localização dos indivíduos no ambiente. Em segundo lugar, muitas espécies têm baixa vagilidade e são filopátricas, facilitando o monitoramento das posições dos indivíduos ao longo do tempo (Fox et al. 2003). Por fim, os lagartos apresentam ampla variação nos padrões de uso do espaço, o que os torna modelos de estudo especialmente apropriados para responder questões espaciais (Perry e Garland 2002).

Os padrões de uso do espaço em lagartos resultam de processos dinâmicos complexos e, portanto, a interação de diversos fatores influencia a distribuição espacial destes animais (Martins 1994). Os primeiros estudos detalhados sobre o uso do espaço em répteis datam da década de 1950 e, desde então, vários pesquisadores têm se dedicado à investigação dos processos que cercam a ecologia espacial de lagartos (revisões sobre o tema: (Turner et al. 1969; Stamps 1977; Christian e Waldschmidt 1984; Perry e Garland 2002; Verwaijen e Van Damme 2008). Entretanto, tendo em vista que estes animais apresentam extensa variação intra e interespecífica no uso do espaço, ainda não há consenso sobre os processos que estruturam a dinâmica espacial no grupo e diversos fatores têm sido elencados para explicar os padrões de estabelecimento das áreas de vida em lagartos.

A história evolutiva dos Squamata foi marcada por profundas divergências em termos morfológicos, ecológicos e etológicos, gerando duas principais linhagens de lagartos, os Iguania e os Scleroglossa (Huey e Pianka 1981; Cooper 1994). Contudo, o tamanho das áreas de vida não parece ser explicado pela influência filogenética isoladamente (Perry e Garland 2002). Em vez disso, a intensidade de forrageio parece ter maior influência na determinação do tamanho das áreas de vida em lagartos, uma vez que espécies que procuram ativamente por suas presas geralmente têm áreas de vida relativamente maiores do que aquelas que forrageiam por emboscada (Verwaijen e Van Damme 2008).

As exigências energéticas historicamente têm sido elencadas como um fator primário influenciando o tamanho das áreas de vida em lagartos (Turner et al. 1969; Christian e Waldschmidt 1984). Considerando que quanto maior o organismo, mais elevadas são suas necessidades nutricionais, o tamanho das áreas de vida costuma ser positivamente relacionado com o tamanho corpóreo, já que indivíduos maiores requerem mais espaço para obtenção dos recursos alimentares para sua manutenção. O tamanho das áreas de vida também pode ser influenciado pelo nível trófico do organismo, com espécies carnívoras tendendo a apresentar áreas de vida maiores que as herbívoras (Rose 1982; Perry e Garland 2002).

Como consequência das exigências energéticas, a dinâmica espacial dos lagartos pode variar espacial e temporalmente, tanto pelas diferenças na produtividade de diferentes habitats (Simon 1975) como também por mudanças sazonais (Christian et al. 1983), particularmente em ambientes onde a disponibilidade de alimento é afetada pelas condições climáticas locais (Ruby e Dunham 1987). Assim, espera-se que as áreas de vida sejam maiores, tanto nos ambientes como nas estações com menor quantidade de alimento disponível. Ainda no contexto energético, o tamanho das áreas de vida pode ser afetado por fatores demográficos (Haenel et al. 2003a). Devido à quantidade limitada de recursos existentes no habitat, em ambientes com elevada densidade populacional, o tamanho das áreas de vida individuais tende a ser relativamente menor (Scoular et al. 2011).

O tamanho das áreas de vida também pode ser influenciado por fatores ontogenéticos e sociais (Stamps 1983). Alterações entre classes etárias na dinâmica espacial de lagartos derivam não somente das diferenças nas dimensões corpóreas, mas também devido às pressões ecológicas distintas que atuam ao longo do desenvolvimento (Keren-Rotem et al. 2006; Simon e Middendorf 1980) e, de modo geral, indivíduos adultos têm áreas de vida maiores que os jovens (Rocha 1999; Imansyah et al. 2008). Analogamente, as diferenças sexuais no uso do espaço são oriundas dos distintos papéis sociais que machos e fêmeas exercem na população, singularidades que podem gerar variações nos tamanhos das áreas de vida entre os sexos (Haenel et al. 2003b). De modo geral, machos têm áreas de vida maiores que as fêmeas e isto tende a ocorrer principalmente em espécies com sistema de acasalamento poligínico (Schoener e Schoener 1982; Baird et al. 2001). Nestes casos, a maior área de vida dos machos pode ser atribuída à vantagem de incluir um maior número de fêmeas em seu raio de ação, condição que favorece seu sucesso reprodutivo (Fox et al. 1981, Abell 1999). Por outro lado, o tamanho da área de vida das fêmeas parece ser primariamente determinado pelas exigências energéticas e pela disponibilidade de sítios para oviposição (M'Closkey et al. 1990; Hews 1993; Robles e Halloy 2009).

As áreas de vida podem variar não somente em termos de suas dimensões propriamente ditas, mas também em relação a sua forma e disposição espacial. Outros aspectos do uso do espaço, tais como as sobreposições e o distanciamento entre áreas de vida constituem métricas essenciais para compreender a organização social das populações (Haenel et al. 2003a). Por exemplo, a porcentagem de sobreposição entre áreas de vida de machos e fêmeas pode gerar indícios do tipo de sistema de acasalamento da espécie (Ferner 1974, Abell 1999), por outro lado, o grau de espaçamento entre as áreas de vida pode

representar a capacidade de tolerância interindividual e, conseqüentemente, revelar propriedades do sistema social na população (Frost e Bergmann 2012; Hibbitts et al. 2012).

Apesar de transcorridas muitas décadas de pesquisa, ainda existem grandes lacunas geográficas no entendimento da ecologia espacial de lagartos, dado que a maioria dos trabalhos sobre área de vida no grupo investigou espécies nativas da América do Norte (Perry e Garland 2002). No Brasil, a bibliografia sobre área de vida de lagartos é recente e relativamente escassa, existindo apenas cinco estudos publicados sobre o tema (Giaretta 1996; Van Sluys 1997; Rocha 1999; Ribeiro et al. 2009; Winck et al. 2011). Como consequência, o esforço despendido até então ainda não permite a detecção de padrões e a compreensão de processos espaciais nas espécies brasileiras (Passos et al. *in prep*).

Neste estudo, buscamos contribuir para a compreensão dos padrões e processos que regem a ecologia espacial de lagartos neotropicais, através da investigação do uso do espaço pelo lagarto *Tropidurus semitaeniatus*, em uma área semiárida do nordeste do Brasil. Para tanto, avaliamos os efeitos sexuais, ontogenéticos e sazonais sobre os tamanhos das áreas de vida, bem como exploramos elementos da organização social, testando as seguintes previsões:

- i. O tamanho das áreas de vida seria positivamente relacionado com o tamanho corpóreo;
- ii. Os indivíduos machos teriam áreas de vida maiores que as fêmeas;
- iii. Os indivíduos jovens teriam áreas de vida menores que os adultos;
- iv. Os tamanhos das áreas de vida seriam maiores na estação seca;
- v. A sobreposição de áreas de vida seria maior na estação chuvosa;
- vi. O espaçamento entre as áreas de vida seria maior na estação seca;
- vii. Um maior número de fêmeas estaria associado aos machos maiores;
- viii. Um maior número de fêmeas estaria associado aos machos com áreas de vida maiores.

1 MÉTODOS

1.1 Objeto de estudo

Utilizamos *Tropidurus semitaeniatus* Spix, 1825 (Squamata: Tropiduridae) como objeto de estudo nesta pesquisa, por esta ser uma espécie de alta detectabilidade em campo (atividade diurna), com distribuição localmente restrita (ilhas de afloramentos rochosos) e que apresenta grande densidade populacional na área de estudo (elevada abundância), características que o tornam um modelo adequado para avaliar questões espaciais. O lagarto *T. semitaeniatus* (Figura 1), popularmente conhecido como ‘calango-de-lajeiro’, é endêmico da região nordeste do Brasil, com ampla distribuição no domínio da Caatinga (Carvalho 2013; Carvalho et al. 2013). Contudo, apesar de sua ampla extensão geográfica de ocorrência, este lagarto é altamente especialista no uso do habitat, ocorrendo exclusivamente em áreas de afloramentos rochosos (Vanzolini 1976; Vanzolini et al. 1980).

Os hábitos saxícolas de *T. semitaeniatus* estão intimamente associados a diversas características e estratégias relacionadas à vida em ambientes rochosos, tais como o proeminente achatamento corpóreo dorso-ventral (Vanzolini et al. 1980) (Figura 2), o intenso eriçamento das escamas dos membros (Rodrigues 1984), o comportamento de defesa críptico (Vitt 1983), o reduzido tamanho de ninhada, com apenas dois ovos (Vitt 1981; Vitt e Price 1982), e a realização de desovas em oviposições comunais (Vitt e Goldberg 1983). Em particular, estes atributos permitem o uso eficiente das estreitas fissuras rochosas, onde eles encontram refúgio contra predadores (Vanzolini et al. 1980; Vitt 1983; Pianka e Vitt 2003).

O conhecimento sobre a biologia de *T. semitaeniatus* ainda é fragmentado perante sua ampla distribuição na Caatinga (Rodrigues 2003). Nas últimas décadas, vários estudos contribuíram para a compreensão da história natural da espécie, existindo informações sobre: aspectos comportamentais (Ribeiro et al. 2008; Ribeiro e Freire 2009), ecologia trófica (Kolodiuk et al. 2009, 2010; Ribeiro e Freire 2011), ecologia térmica (Vitt 1995; Ribeiro e Freire 2010) e ecologia reprodutiva (Vitt e Goldberg 1983; Ribeiro et al. 2010, 2012). Entretanto, estas informações são provenientes de apenas duas populações, município de Exu no estado de Pernambuco e município de Serra Negra no estado do Rio Grande do Norte.

Figura 1 – Vista dorsal de um indivíduo adulto de *Tropidurus semitaeniatus*, evidenciando o padrão de coloração da população que ocorre em Pentecoste, Ceará, Brasil.



Fonte: Daniel Passos

Figura 2 – Vista lateral de um indivíduo adulto de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil, evidenciando o intenso achatamento corpóreo típico da espécie.



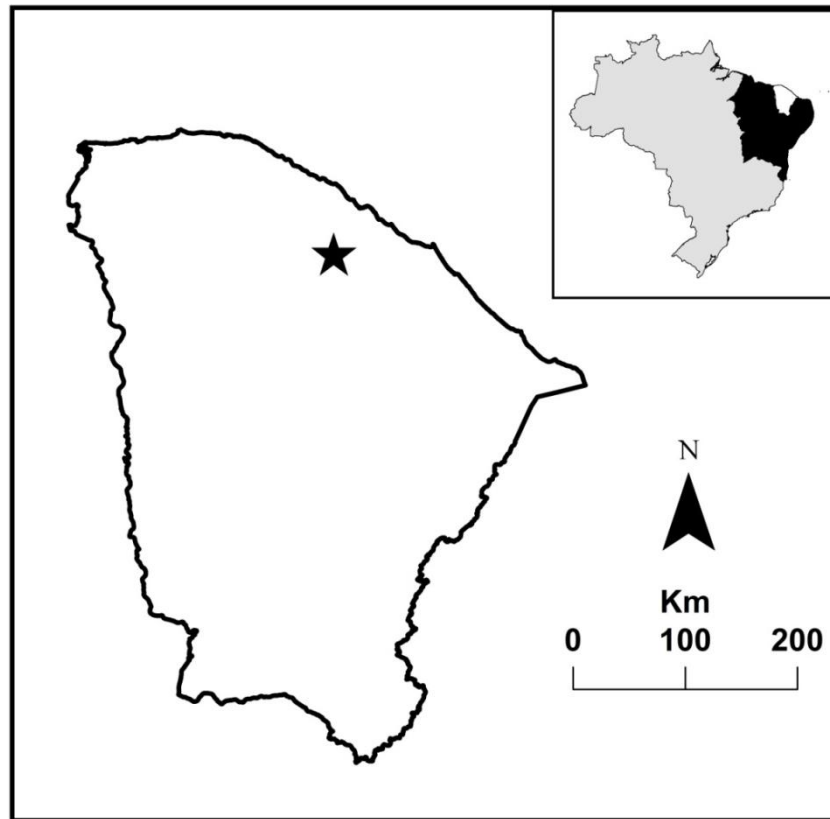
Fonte: Daniel Passos

1.2 Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área com fitofisionomia típica de Caatinga *stricto sensu* (Savana Tropical Decíduo-Espinhosa) e solos predominantemente formados por rochas de embasamento cristalino, com esparsas exposições de afloramentos rochosos, localmente denominados “lajeiros”. A área de estudo se localiza na Fazenda Experimental Vale do Curu - FEVC (3°47'S / 39°16'W, GPS Datum: WGS 84), de propriedade da Universidade Federal do Ceará, situada no município de Pentecoste, região norte do estado do Ceará, nordeste do Brasil (Figura 3). A FEVC compreende aproximadamente 820 ha, dos quais 142 constituem áreas de Caatinga conservada (Mesquita et al. 2011).

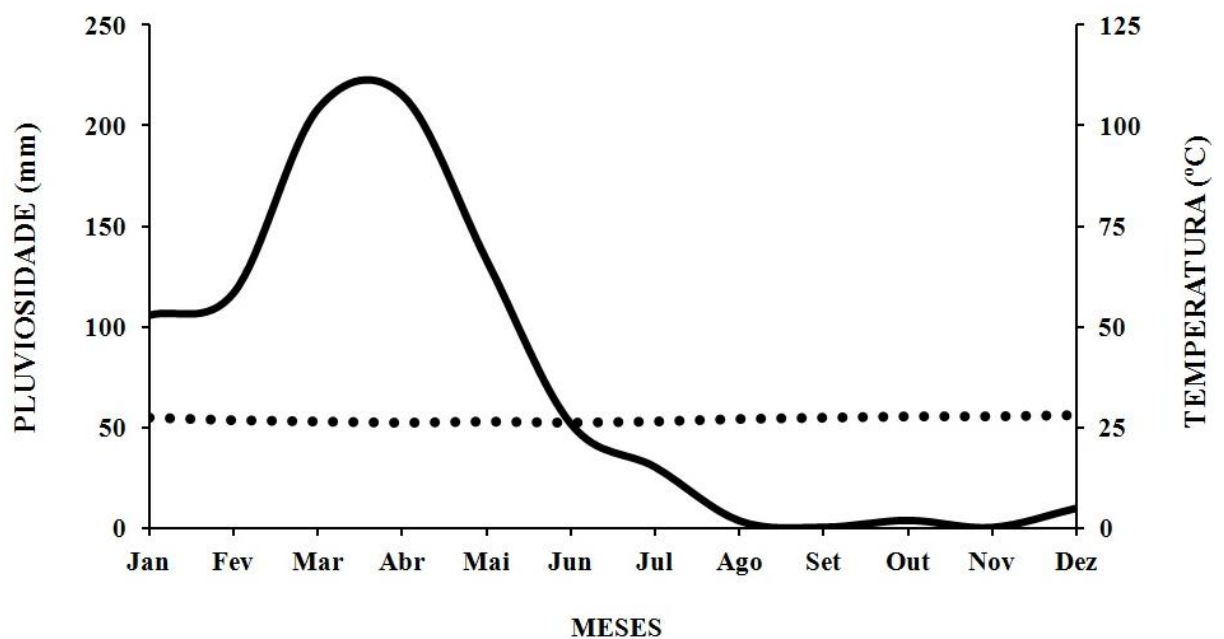
Pentecoste possui clima Tropical Semi-Árido, definido como BSh segundo a classificação climática de Köppen-Geiger (Peel et al. 2007) e como Xeroquimênico de acordo com a classificação ombrotérmica de Bagnouls-Gausson (Bagnouls e Gausson 1957). A região tem médias anuais de 27,1 °C de temperatura do ar, 74% de umidade relativa do ar e 800,9 mm de precipitação pluviométrica (Aguiar et al. 2001). A área de estudo apresenta marcada sazonalidade climática, com estação chuvosa ocorrendo de Janeiro a Junho e estação seca ocorrendo de Julho a Dezembro (Figura 4).

Figura 3 – Localização geográfica da área de estudo, situada no município de Pentecoste (estrela), região norte do estado do Ceará, Nordeste do Brasil.



Fonte: Daniel Passos

Figura 4 – Diagrama ombrotérmico (médias históricas de 1970 a 2010) da área de estudo, situada em Pentecoste, Ceará, Brasil. A linha contínua representa a pluviosidade e a linha pontilhada representa a temperatura.



Fonte: Daniel Passos

1.3 Procedimentos

Delimitamos dois sítios de estudo, cada um englobando um conjunto de afloramentos rochosos e suas áreas de entorno. Os afloramentos consistiram em aglomerados de rochas ígneas e metamórficas com dimensões variadas (Figura 5), desde pequenos fragmentos (com diâmetro menor que 60 cm) a grandes blocos (com até 10 m de comprimento e 4 m de altura). Nestes afloramentos, havia inúmeras fissuras rochosas oriundas do intemperismo físico e também frestas geradas pela sobreposição irregular de rochas adjacentes (Figura 6). Em cada sítio de estudo, demarcamos geograficamente um sistema de coordenadas cartesianas (grade) com pontos de referência (estacas de madeira de 50 cm) a cada cinco metros (Figura 7). A grade A tinha área de 1600 m² (40 x 40 m) e a grade B tinha área de 900 m² (30 x 30 m), totalizando 0,25 ha de área amostrada (Figura 7).

Utilizamos o método de captura-marcação-recaptura para obtenção dos dados espaciais. Capturamos os lagartos encontrados nos afloramentos com laço de nylon atado à ponta de varas de pesca e registramos, para cada indivíduo, seu comprimento rostro-cloacal (resolução de 0,1 mm), classe ontogenética (jovens e adultos) e sexo, no momento da captura. Classificamos os indivíduos quanto à classe ontogenética de acordo com o mínimo tamanho de maturidade sexual, considerando como adultos os com comprimento rostro-cloacal igual ou superior a 58 mm e, como jovens, os com tamanho inferior a este valor (Vitt e Goldberg 1983). Determinamos o sexo dos adultos com base na coloração ventral dos indivíduos (manchas pretas e amarelas na porção ventral das coxas e na aba pré-cloacal), padrão presente nos machos, mas sempre ausente nas fêmeas (Ribeiro et al. 2010). Além disso, o reconhecimento dos sexos no campo pôde ser realizado à distância, uma vez que os machos possuem relativamente cabeças mais largas e abdomens mais estreitos em relação às fêmeas (Passos et al. *in prep*). Marcamos cada indivíduo com uma combinação única de três contas coloridas implantadas na base da cauda (Fisher e Muth 1989). Este método permitiu a precisa identificação dos indivíduos através de recapturas visuais, sem a necessidade de posterior manuseio (o que poderia afetar seu comportamento). Realizamos as recapturas visualmente à distância máxima possível, com binóculo, evitando perturbar o comportamento dos lagartos pela aproximação do observador. Obtivemos os pontos espaciais (coordenadas X e Y) medindo a distância com uma trena entre a posição original do lagarto (local da primeira visualização) e os pontos de referência da grade mais próximos (resolução de 0,01 m).

Figura 5 – Afloramento rochoso formado por aglomerados ígneos e metamórficos em Pentecoste, Ceará, Brasil, evidenciando as dimensões variadas das rochas nos sítios de estudo.



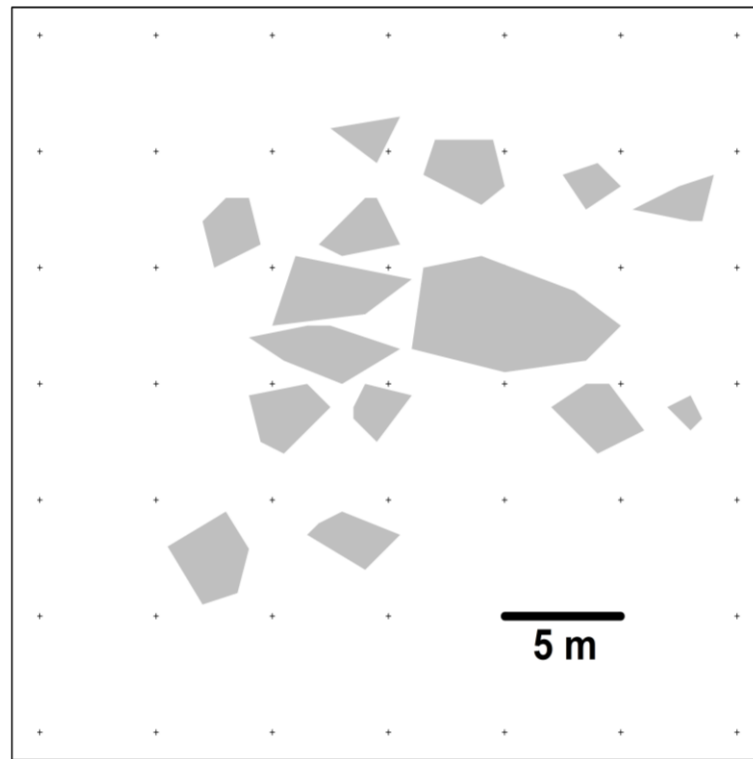
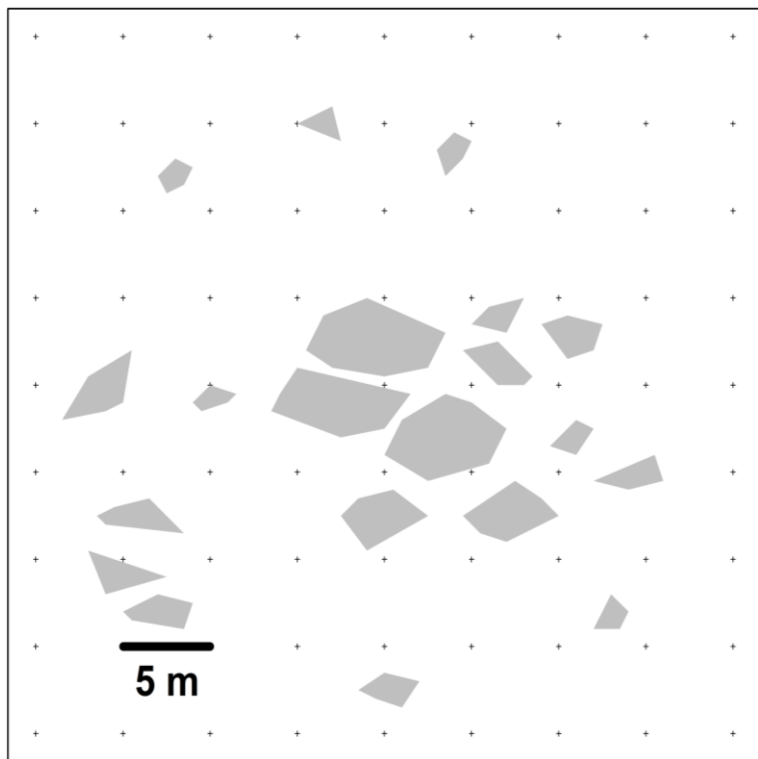
Fonte: Daniel Passos

Figura 6 – Fissuras e frestas presentes nos afloramentos rochosos de Pentecoste, Ceará, Brasil.



Fonte: Daniel Passos

Figura 7 – Demarcação dos sítios de estudo em Pentecoste, Ceará, Brasil, com pontos de referências (+) a cada 5 metros e localização das rochas (delimitadas em cinza). Grade A (1600 m²) à esquerda e grade B (900 m²) à direita.



Coletamos os dados espaciais em Junho (estação chuvosa) e Dezembro (estação seca) de 2011, durante 20 dias consecutivos em cada mês, totalizando 320 horas de esforço amostral. Diariamente, um único observador vistoriou uma grade durante a manhã (08:00 h às 12:00 h) e outra durante a tarde (13:00 h às 17:00 h), alternadamente. Deste modo, monitoramos as duas grades igualmente, com um esforço de observação de 40 horas matutinas e 40 horas vespertinas em cada, por estação, garantindo a coleta de pontos espaciais ao longo de toda amplitude da atividade diária da espécie de estudo (De Solla et al. 1999). Durante as vistorias, um mesmo observador caminhou lentamente em busca dos lagartos marcados em toda a extensão da grade, três vezes por turno, para assegurar probabilidades similares de detecção dos indivíduos (Horne et al. 2007). Para evitar a dependência espaço-temporal das observações, consideramos apenas a primeira visualização (i.e. registro de posição) de cada indivíduo no dia e, adicionalmente, a cada vistoria, o observador utilizou sistematicamente rotas distintas para o monitoramento das grades.

Estimamos a disponibilidade de presas potenciais para *T. semitaeniatus* durante as estações chuvosa e seca em ambas as grades. Coletamos, com aspirador entomológico e pinças, invertebrados de tamanho menor ou igual a 25 mm de diâmetro (largura máxima da boca de *T. semitaeniatus*) nas rochas, na serrapilheira e na vegetação do entorno dos afloramentos. Em cada estação, amostramos aleatoriamente (definidas por sorteio) 30 parcelas de 1 x 1 m (15 em cada grade), totalizando um esforço de 30 m² por estação. No laboratório, classificamos as presas potenciais em categorias, identificando até o nível taxonômico de Ordem para Arthropoda e de Classe para Mollusca. Além disso, quantificamos a riqueza (número de morfotipos) e abundância (número de indivíduos) de cada categoria.

1.4 Análises

Para estimar os tamanhos das áreas de vida (m²), utilizamos o método do Polígono Convexo Mínimo (Mohr 1947). Este método delimita um polígono através da interligação dos pontos mais externos de um conjunto de posições espaciais (Hayne 1949). Para evitar a incorporação de locais ocasionalmente visitados, consideramos apenas 95% dos pontos espaciais nas estimativas, excluindo os pontos mais extremos de cada indivíduo.

Para definir o número mínimo de registros de posições espaciais necessário para estimar as áreas de vida, produzimos uma curva de acumulação com os dados cronologicamente ordenados, relacionando o tamanho da área de vida (log transformada) com o número de registros de posições espaciais (Rose 1982). A partir da curva de acumulação gerada, identificamos a assíntota, ponto a partir do qual os tamanhos das áreas de vida não se alteraram substancialmente com o aumento no número de registros de posições espaciais.

Para estimar a densidade de *T. semitaeniatatus* nos sítios de estudo, dividimos o número de lagartos marcados em cada estação pela soma das áreas totais das duas grades de estudo (0,25 ha), fornecendo uma estimativa segundo a escala de densidade convencionalmente apresentada na bibliografia correlata (indivíduos por hectare), para fins de comparação.

Para calcular o espaçamento entre as áreas de vida, primeiro determinamos o centro mediano (CM) para cada uma das áreas de vida geradas, através das seguintes fórmulas:

$$CM = X_{\text{mediano}}, Y_{\text{mediano}}$$

$$X_{\text{mediano}} = \sum (X_i/d_i) / \sum (1/d_i)$$

$$Y_{\text{mediano}} = \sum (Y_i/d_i) / \sum (1/d_i)$$

Onde:

X_i = coordenadas X do indivíduo (i);

Y_i = coordenadas Y do indivíduo (i);

d_i = distância (em metros) entre cada um dos registros de posição (X_i , Y_i) e o ponto médio ($\sum X_i/i$, $\sum Y_i/i$) do indivíduo (i);

i = cada indivíduo com área de vida estimada.

O centro mediano corresponde ao ponto de equilíbrio do polígono, localizado à menor distância de todas suas arestas, simultaneamente. Posteriormente, calculamos a distância (em metros) entre o centro mediano de cada área de vida e o centro mediano da área de vida mais próxima, em linha reta. A média destas distâncias entre os centros medianos mais próximos constituiu nossa estimativa de espaçamento entre as áreas de vida para cada uma das estações.

Para estimar a sobreposição espacial entre as áreas de vida, geramos uma matriz de sobreposições com a proporção da área de vida total de cada indivíduo sobreposta à área de vida de cada um dos demais simpátricos. Contudo, como a sobreposição espacial entre áreas de vida pode não remeter uma ocorrência concomitante (i.e. temporalmente simultânea) de indivíduos em um mesmo local, primeiramente avaliamos a associação temporal entre os indivíduos com áreas de vida sobrepostas, através de um índice de associação comportamental *Half-Weighted Index* (HWI) (Whitehead 2009), descrito a seguir:

$$HWI = X / X + Y_{ab} + 0,5 (Y_a + Y_b)$$

Onde:

X= dias em que os indivíduos “a” e “b” foram vistos juntos;

Y_a= dias em que apenas o indivíduo “a” foi visto;

Y_b= dias em que apenas o indivíduo “b” foi visto;

Y_{ab}= dias em que os indivíduos “a” e “b” foram vistos, porém não estavam juntos.

O HWI é calculado para cada par de indivíduos e pode variar de 0 (i.e. nunca associados) a 1 (i.e. sempre associados). Consideramos nas análises subsequentes apenas as sobreposições com índices superiores ou iguais a 0,5 (Galdino, *in prep.*). Para calcular o número de fêmeas associadas aos machos, consideramos todas as fêmeas com áreas de vida parcialmente sobrepostas ou totalmente inclusas nas áreas de vida dos machos.

Para comparar a riqueza de presas potenciais entre as estações, utilizamos o Índice de Sobreposição de Nicho de Pianka (O_{jk}) (Pianka 1973) que varia de 0 (ausência de sobreposição) a 1 (completa sobreposição), e é definido como:

$$O_{jk} = \sum P_{ij}P_{ik} / \sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}$$

Onde:

P_i = proporção do número de morfotipos para cada categoria de presa potencial;

j e k = estações chuvosa e seca, respectivamente.

Para fins de análise, transformamos logaritmicamente (log-natural) os valores de área de vida para reduzir as distorções das distribuições em relação à normalidade, além de linearizar a relação com outras variáveis unidimensionais (Williamson e Gaston 1999, Sheldahl e Martins 2000). Avaliamos a distribuição dos dados quanto às premissas de normalidade e homocedasticidade das variâncias para a utilização de testes paramétricos. Quando a conformação dos dados não atendeu as premissas, aplicamos testes equivalentes não paramétricos. Para todos os testes, atribuímos o nível de significância $\alpha = 0,05$. Fornecemos as estatísticas descritivas como: média \pm um desvio padrão; mínimo - máximo.

Para avaliar as diferenças no tamanho corpóreo entre machos, fêmeas e jovens, utilizamos análise de variância (ANOVA) seguida do teste *post-hoc* Tukey (Zar 2010). Para avaliar as diferenças sazonais na riqueza de recursos alimentares, testamos se o valor do índice de sobreposição de nicho observado diferia do esperado ao acaso (modelo nulo com 1000 iterações), utilizando o algoritmo de randomização RA3 (Gotelli e Graves 1996). Para avaliar as diferenças sazonais na abundância de recursos alimentares, utilizamos o teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 2010). Para testar o efeito do tamanho corpóreo dos lagartos sobre as dimensões de área de vida correspondentes, aplicamos regressões lineares simples (Zar 2010). Para avaliar as diferenças intersexuais, ontogenéticas e sazonais nos tamanhos das áreas de vida, utilizamos teste-t de Student (Zar 2010). Para avaliar as diferenças nos espaçamentos entre as áreas de vida entre as estações, utilizamos teste-t de Student (Zar 2010). Para avaliar as diferenças no número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida dos machos entre as estações, utilizamos teste-t de Student (Zar 2010). Para avaliar a associação entre o tamanho corpóreo dos machos e o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às suas áreas de vida, utilizamos correlação de Spearman (Zar, 2010). Para avaliar a associação entre o tamanho das áreas de vida dos machos e o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às suas áreas de vida, utilizamos correlação de Pearson (Zar 2010).

Conduzimos as análises estatísticas na plataforma R (R Core Team 2013), com exceção do teste por modelos nulos, executados no software EcoSim (Gotelli and Entsminger 2004). As análises espaciais foram realizadas usando os seguintes pacotes específicos para ambiente R: “adehabitatHR” para estimar as áreas de vida (Calenge 2006), “rgeos” para calcular a sobreposição de áreas de vida (Bivand e Rundel 2013) e “spatstat” para calcular o espaçamento entre áreas de vida vizinhas (Baddeley e Turner 2005). Apresentamos os roteiros dos comandos (em linguagem R) utilizados para executar as análises espaciais após a lista de referências bibliográficas citadas (Apêndices A, B e C).

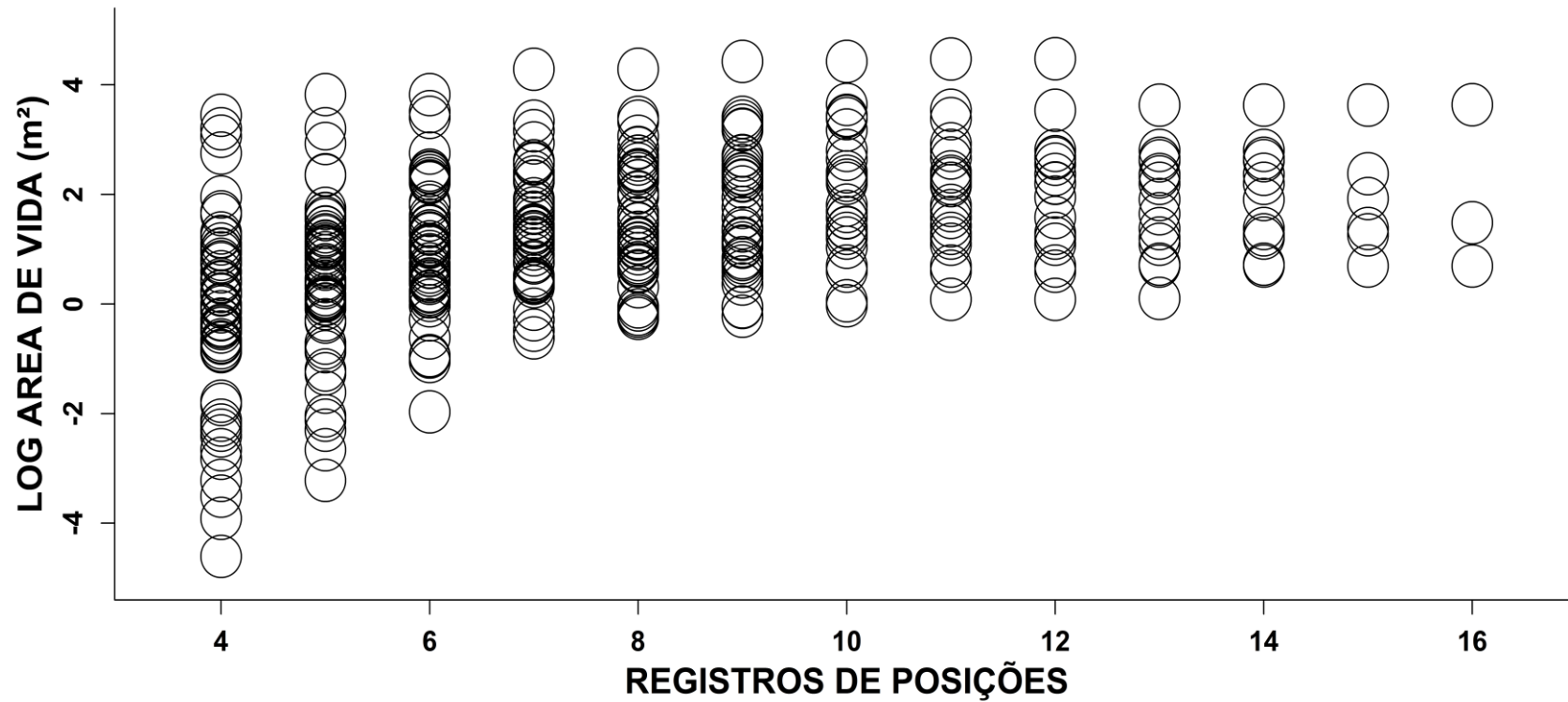
2 RESULTADOS

2.1 Acumulação amostral

Capturamos e marcamos 72 indivíduos de *T. semitaeniatus*, 10 machos, 26 fêmeas e 36 jovens. Deste total, 36 indivíduos ocorreram exclusivamente na estação chuvosa, 26 exclusivamente na estação seca e apenas 10 ocorreram em ambas as estações. Obtivemos recapturas de 83% ($n = 59$) dos indivíduos, totalizando 624 registros de posições espaciais, com variação de $7,7 \pm 4,6$ registros de posições espaciais por indivíduo.

A curva de acumulação atingiu a assíntota em seis registros de posição (Figura 8). Portanto, atribuímos este valor como o limiar mínimo de registros de posição por indivíduo para estimarmos os tamanhos de áreas de vida de *T. semitaeniatus*. Sob este limiar de corte, consideramos para efeito do estudo um total de 56 áreas de vida (95% dos indivíduos recapturados), das quais 10 foram de machos, 20, de fêmeas e 26, de jovens. O número de registros de posições espaciais por indivíduo em cada segmento social foi de: machos ($11,3 \pm 2,41$; 9 – 16), fêmeas ($11,1 \pm 3,31$; 7 – 16) e jovens ($9,15 \pm 2,46$; 6 – 14).

Figura 8 – Relação entre o tamanho da área de vida (m^2 em log) e o número de registros de posições espaciais em *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. Note que os tamanhos das áreas de vida não se alteram substancialmente a partir de seis registros de posição.



2.2 Área de vida e tamanho corpóreo

Houve dimorfismo sexual e ontogenético quanto ao comprimento rostro-cloacal entre os indivíduos de *T. semitaeniatus* investigados (Figura 9). Os machos ($76,8 \pm 6,7$ mm; 61,0 – 83,4 mm; n = 10) foram maiores do que as fêmeas ($66,2 \pm 3,8$ mm; 58,1 – 72,2 mm; n = 20) que, por sua vez, foram maiores que os jovens ($47,5 \pm 7,7$ mm; 29,8 – 57,3 mm; n = 26) (ANOVA - $F_{2,53} = 94,85$; $p < 0,01$; teste *post-hoc* de Tukey - $p < 0,01$ para todos os pares).

Não houve relação entre os tamanhos das áreas de vida e os comprimentos rostro-cloacais em *T. semitaeniatus* (Regressão Linear Simples - n = 56; $R^2 = 0,01$; $p = 0,50$; Figura 10), nem quando consideradas as classes de tamanho separadamente: machos (Regressão Linear Simples - n = 10; $R^2 = 0,0004$; $p = 0,96$), fêmeas (Regressão Linear Simples - n = 20; $R^2 = 0,19$; $p = 0,06$) e jovens (Regressão Linear Simples - n = 26; $R^2 = 0,01$; $p = 0,58$).

Figura 9 – Comprimento rostro-cloacal (mm) em jovens, fêmeas e adultos de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil.

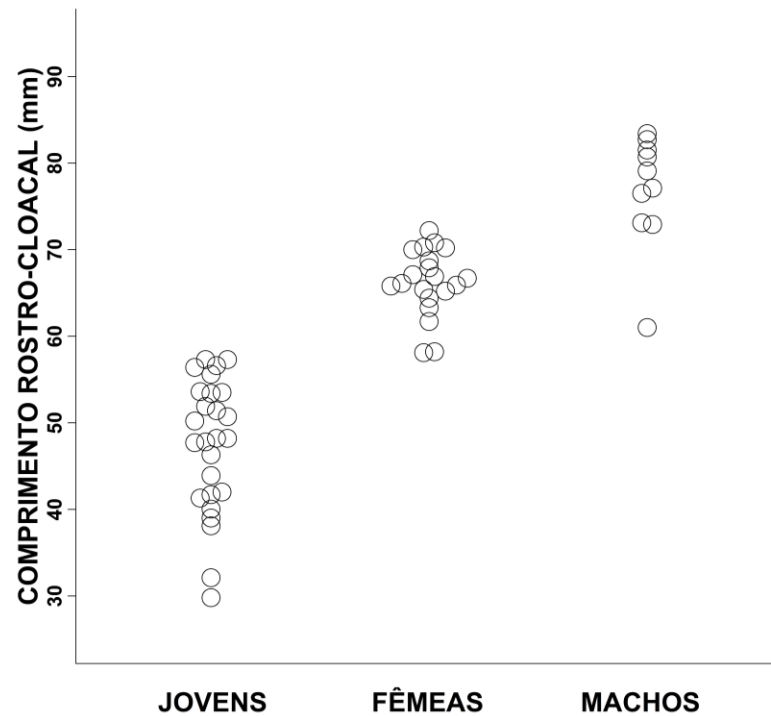
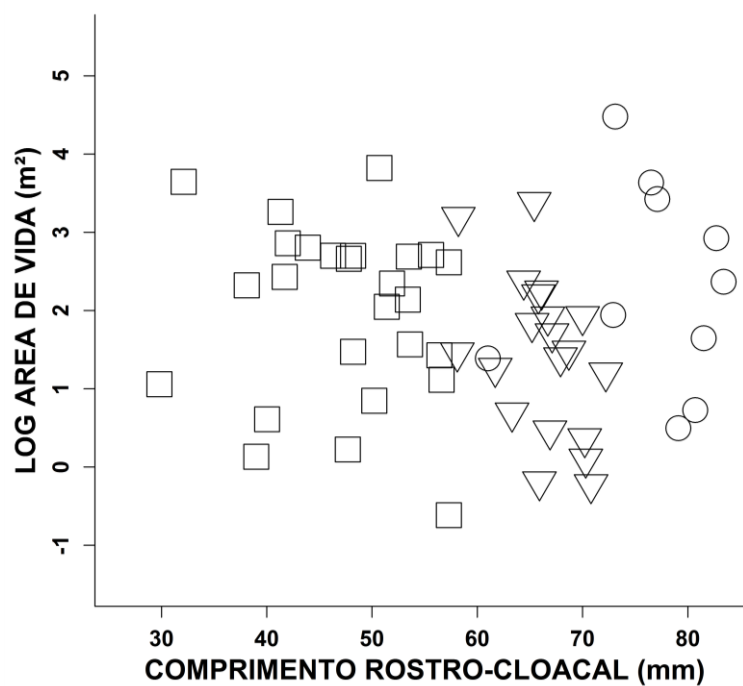


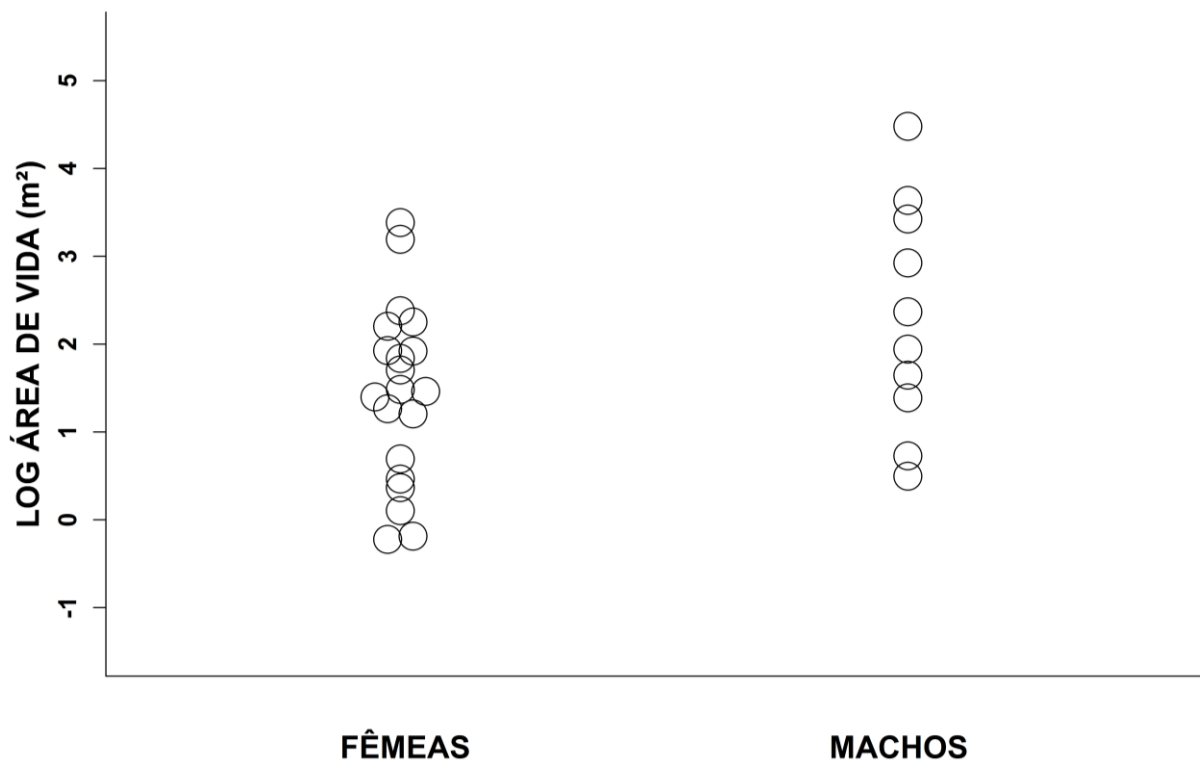
Figura 10 – Relação entre o tamanho da área de vida (m^2 em log) e o comprimento rostro-cloacal (mm) em jovens (quadrados), fêmeas (triângulos) e machos (círculos) de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil.



2.3 Área de vida e sexo

O tamanho médio da área de vida dos *T. semitaeniatus* machos adultos ($20,6 \pm 26,81 \text{ m}^2$; $1,64 - 88,15 \text{ m}^2$; $n = 10$) foi cerca de três vezes maior do que o das fêmeas adultas ($6,8 \pm 7,54 \text{ m}^2$; $0,8 - 29,5 \text{ m}^2$; $n = 20$), contudo não houve diferença intersexual (Teste-t de Student - $gl = 29$; $t = -1,83$; $p = 0,09$; Figura 11), mesmo quando os sexos foram comparados isoladamente por estação (estação chuvosa: Teste-t de Student - $gl = 20$; $t = -1,61$; $p = 0,16$ e estação seca: Teste-t de Student - $gl = 8$; $t = -0,77$; $p = 0,48$).

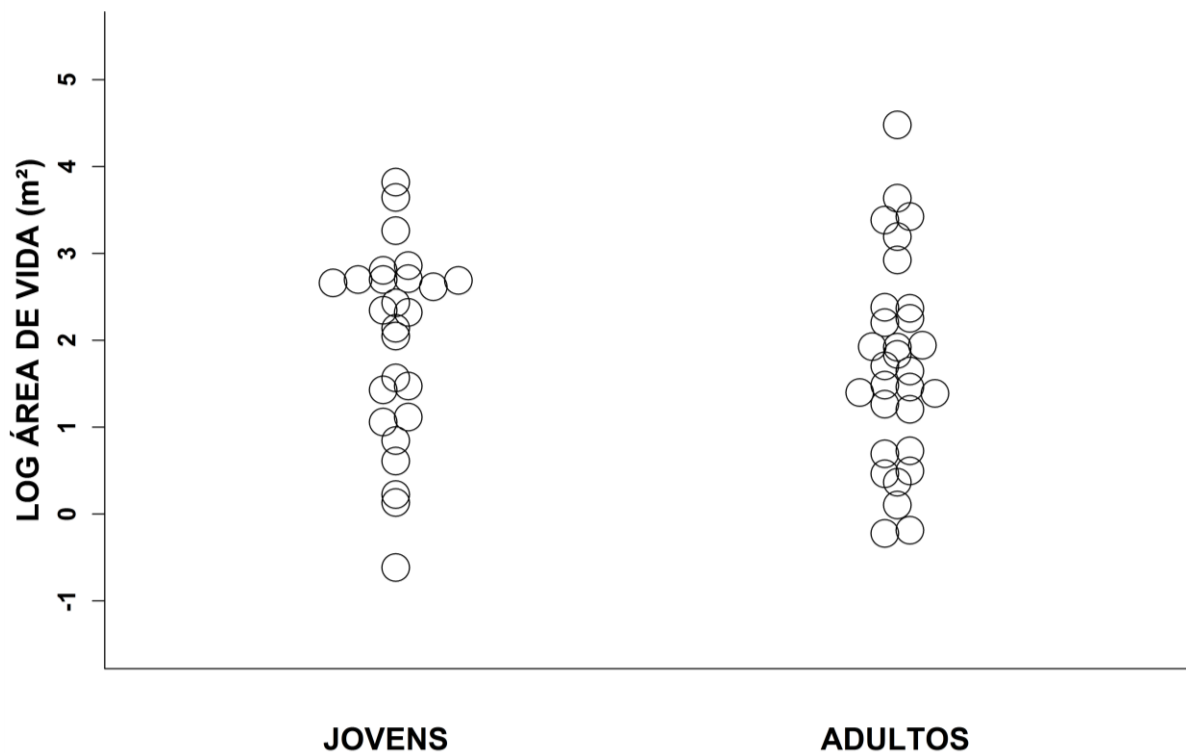
Figura 11 – Tamanhos das áreas de vida (m^2 em log) de fêmeas e machos adultos de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil.



2.4 Área de vida e ontogenia

O tamanho médio das áreas de vida de *T. semitaeniatus* não diferiu entre os estágios ontogenéticos, com tamanhos de áreas de vida dos jovens ($11,77 \pm 11,04 \text{ m}^2$; $0,54 - 45,67 \text{ m}^2$; $n = 26$) e adultos ($11,4 \pm 17,44 \text{ m}^2$; $0,8 - 88,15 \text{ m}^2$; $n = 30$) não diferindo estatisticamente (Teste-t de Student - $gl = 55$; $t = 0,83$; $p = 0,41$, Figura 12), mesmo quando analisados separadamente para cada estação (estação chuvosa: Teste-t de Student - $gl = 32$; $t = 0,24$; $p = 0,81$ e estação seca: Teste-t de Student - $gl = 22$; $t = 1,11$; $p = 0,28$).

Figura 12 – Tamanhos das áreas de vida (m^2 em log) de jovens e adultos de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil.



2.5 Área de vida e sazonalidade

A disponibilidade de presas potenciais para *T. semitaeniatus* na área de estudo variou sazonalmente. Na estação chuvosa, amostramos 41 morfotipos de presas potenciais, pertencentes a 13 Ordens de artrópodes e 1 Classe de moluscos, enquanto durante a estação seca, amostramos 18 morfotipos de presas potenciais, pertencentes a 7 Ordens de insetos e 1 Classe de moluscos.

Em termos de riqueza, nove categorias de presas potenciais (53%) ocorreram exclusivamente na estação chuvosa (Figura 13) e o número de morfotipos na estação chuvosa (41 morfotipos) foi cerca de duas vezes maior que na estação seca (18 morfotipos). O índice de sobreposição de nicho de Pianka observado entre as estações ($O_{jk} = 0,50$) não diferiu do esperado ao acaso ($O_{jk \text{ esperado}} = 0,38$; $p_{\text{observado}} \leq p_{\text{esperado}} = 0,84$; $p_{\text{observado}} \geq p_{\text{esperado}} = 0,16$).

Em termos de abundância, 88% (15 categorias) das categorias de presas potenciais tiveram maior abundância na estação chuvosa (Figura 14). Houve maior disponibilidade de presas durante a estação chuvosa (364 indivíduos) quando comparado à estação seca (213 indivíduos) (Kolmogorov-Smirnov - $D_{\text{max}} = 0,53$; $p = 0,02$).

Figura 13 – Riqueza (número de morfotipos) das categorias de presas potenciais disponíveis para *Tropidurus semitaeniatus* em Pentecoste, Ceará, Brasil, durante as estações chuvosa e seca.

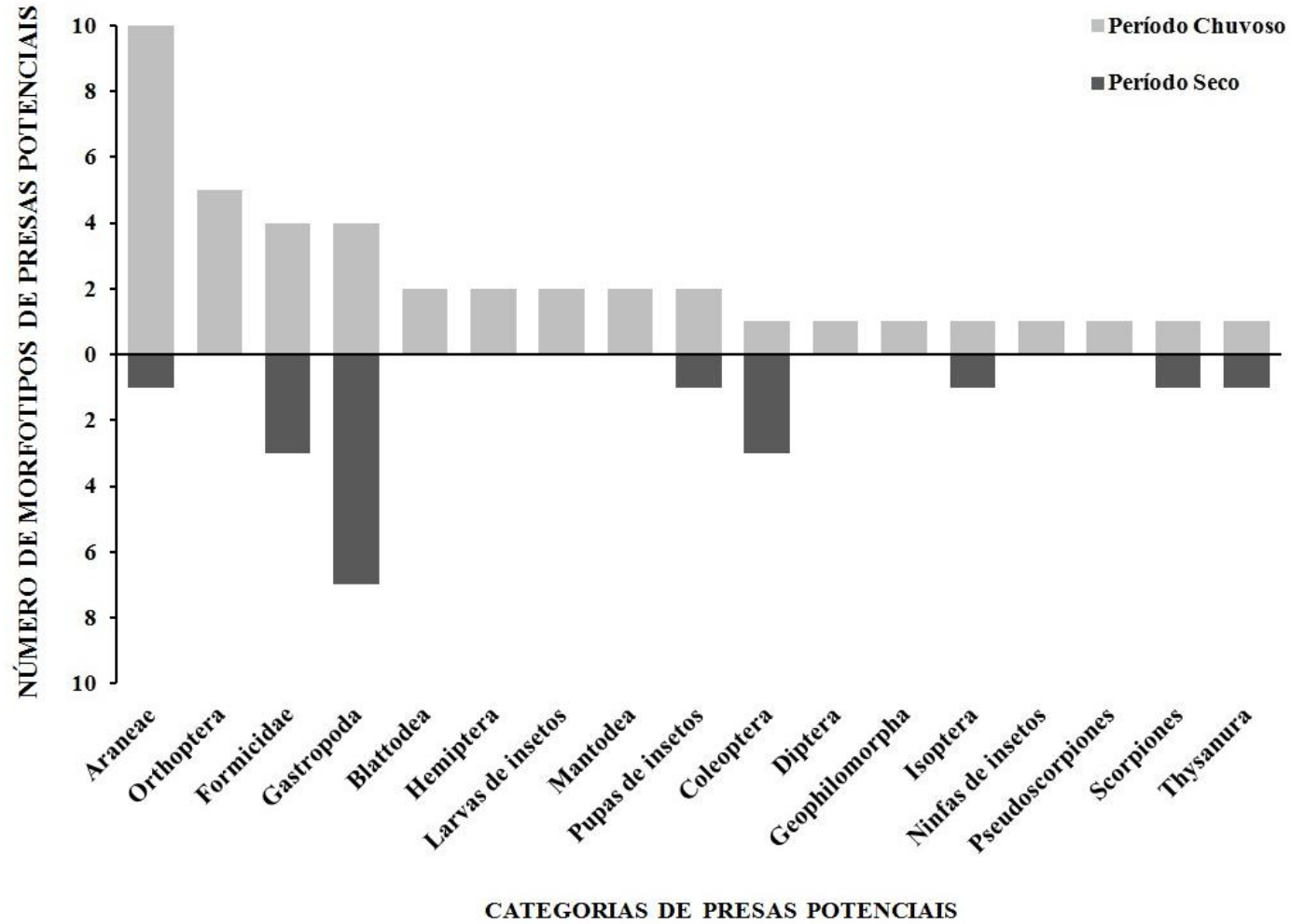
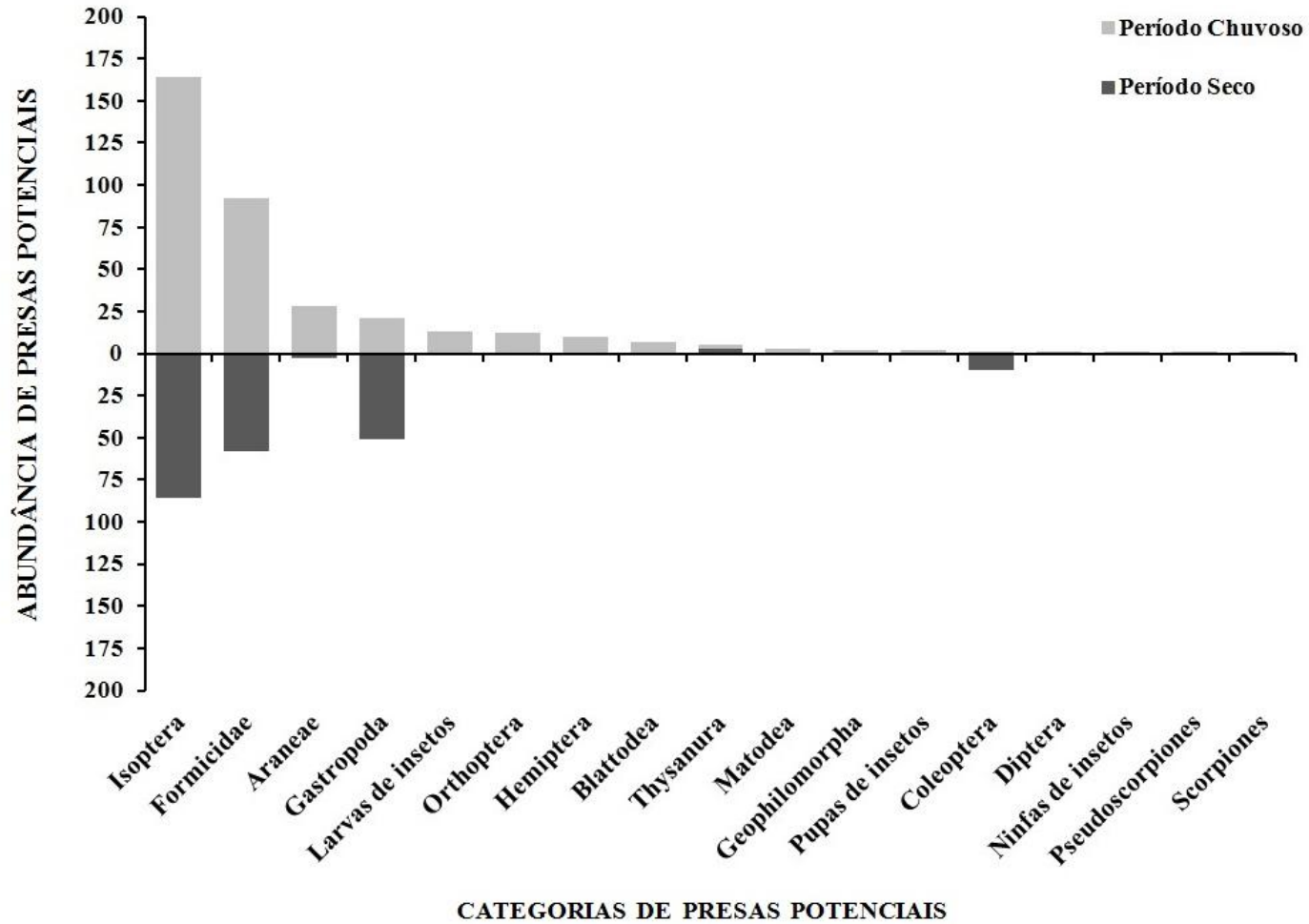
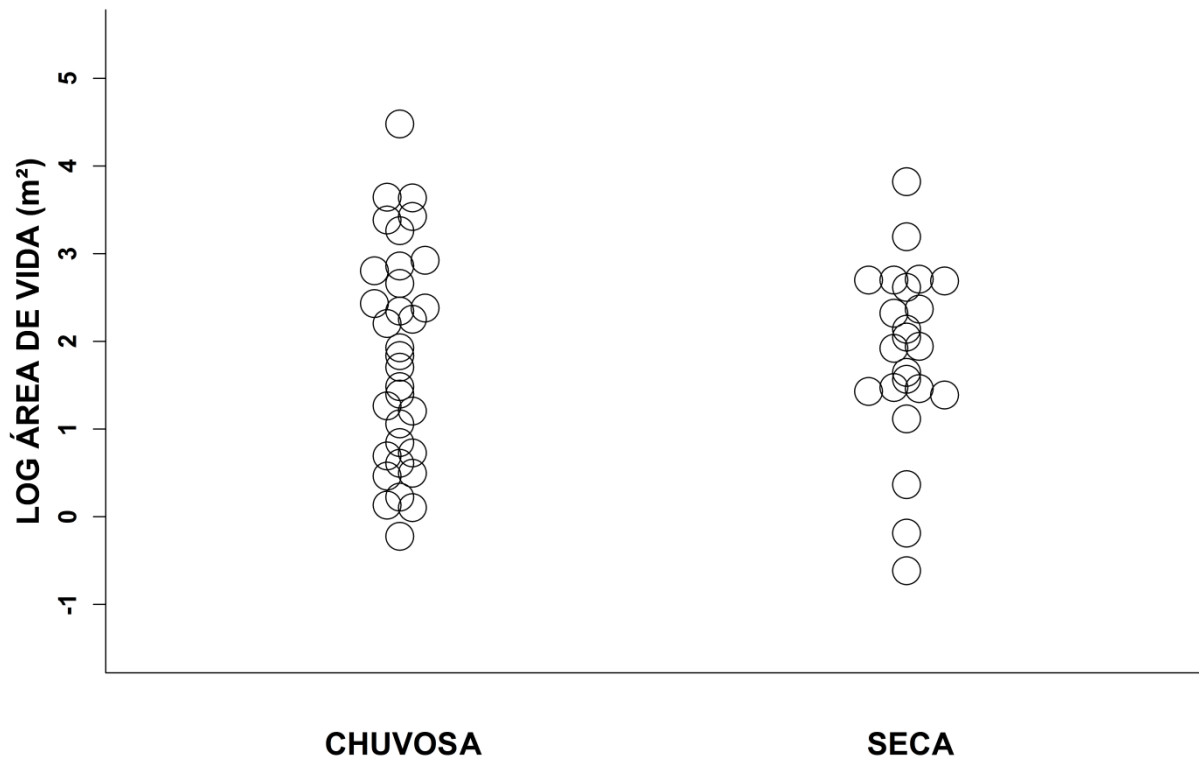


Figura 14 – Abundância (número de indivíduos) das categorias de presas potenciais disponíveis para *Tropidurus semitaeniatus* em Pentecoste, Ceará, Brasil, durante as estações chuvosa e seca.



Os tamanhos médios das áreas de vida de *T. semitaeniatus* nas estações chuvosa ($12,77 \pm 17,37 \text{ m}^2$; $0,8 - 88,15 \text{ m}^2$; $n = 33$) e seca ($9,86 \pm 9,75 \text{ m}^2$; $0,54 - 45,67 \text{ m}^2$; $n = 23$) não diferiram estatisticamente (Teste-t de Student - $gl = 55$; $t = -0,08$; $p = 0,94$; Figura 15). Adicionalmente, as áreas de vida não diferiram entre as estações mesmo quando cada segmento social foi analisado individualmente: machos (Teste-t de Student - $gl = 9$; $t = 1,11$; $p = 0,31$), fêmeas (Teste-t de Student - $gl = 19$; $t = 0,19$; $p = 0,86$) e jovens (Teste-t de Student - $gl = 25$; $t = -0,32$; $p = 0,75$).

Figura 15 – Tamanhos das áreas de vida (m^2 em log) de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil, nas estações chuvosa e seca.



2.6 Área de vida e organização social

A densidade de indivíduos de *T. semitaeniatus* na estação chuvosa (180 indivíduos/ha) foi 25% maior que na estação seca (144 indivíduos/ha). O número de indivíduos residentes (com áreas de vida estabelecidas) nos afloramentos rochosos foi maior durante a estação chuvosa (33 indivíduos; 59%) do que na estação seca (23 indivíduos; 41%) (Figuras 16 e 17).

O espaçamento médio entre as áreas de vida de *T. semitaeniatus* foi menor durante a estação chuvosa (distância entre os CM mais próximos - $3,48 \pm 1,92$ m; 1,05 – 9,41 m) quando comparado à estação seca (distância entre os CM mais próximos - $6,29 \pm 4,69$ m; 1,45 – 18,21 m) (Teste-t de Student - $gl = 54$; $t = -2,75$; $p < 0,01$; Figuras 16 e 17).

A disposição das áreas de vida variou entre as estações chuvosa e seca. Na estação chuvosa, as áreas de vida estiveram mais centralizadas nos afloramentos rochosos, se sobrepondo às rochas maiores, que apresentam maior disponibilidade de fissuras frestas. Na estação seca, as áreas de vida estiveram mais periféricas nos afloramentos rochosos, se sobrepondo a rochas de dimensões relativamente menores e mais sombreadas pelo dossel.

A maioria (83%, $n = 58$) das sobreposições entre áreas de vida em *T. semitaeniatus* ocorreu na estação chuvosa (Figuras 16 e 17). Ao todo, registramos 81 sobreposições de áreas de vida entre 42 indivíduos (17 jovens e 25 adultos), das quais 70 díades (86%) estiveram associadas temporalmente (HWI - $0,69 \pm 0,12$; 0,52 – 0,94). A sobreposição espacial entre áreas de vida foi mais frequente entre fêmeas e jovens (29%), enquanto a menor frequência ocorreu entre pares de machos (3%) (Figura 18). A proporção média da área de vida total sobreposta com outro indivíduo foi maior entre pares de fêmeas (31%) e entre pares de jovem (28%) (Figura 19). Por outro lado, as menores proporções de sobreposição ocorreram entre machos e jovens (8% e 20%, respectivamente) e entre pares de machos (18%) (Figura 19).

Figura 16 – Cenários de disposição das áreas de vida de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil, na grade A, nas estações chuvosa (esquerda) e seca (direita). Linha contínua = machos; linha tracejada = fêmeas, linha pontilhada = jovens. Escala equivalente a 5 m.

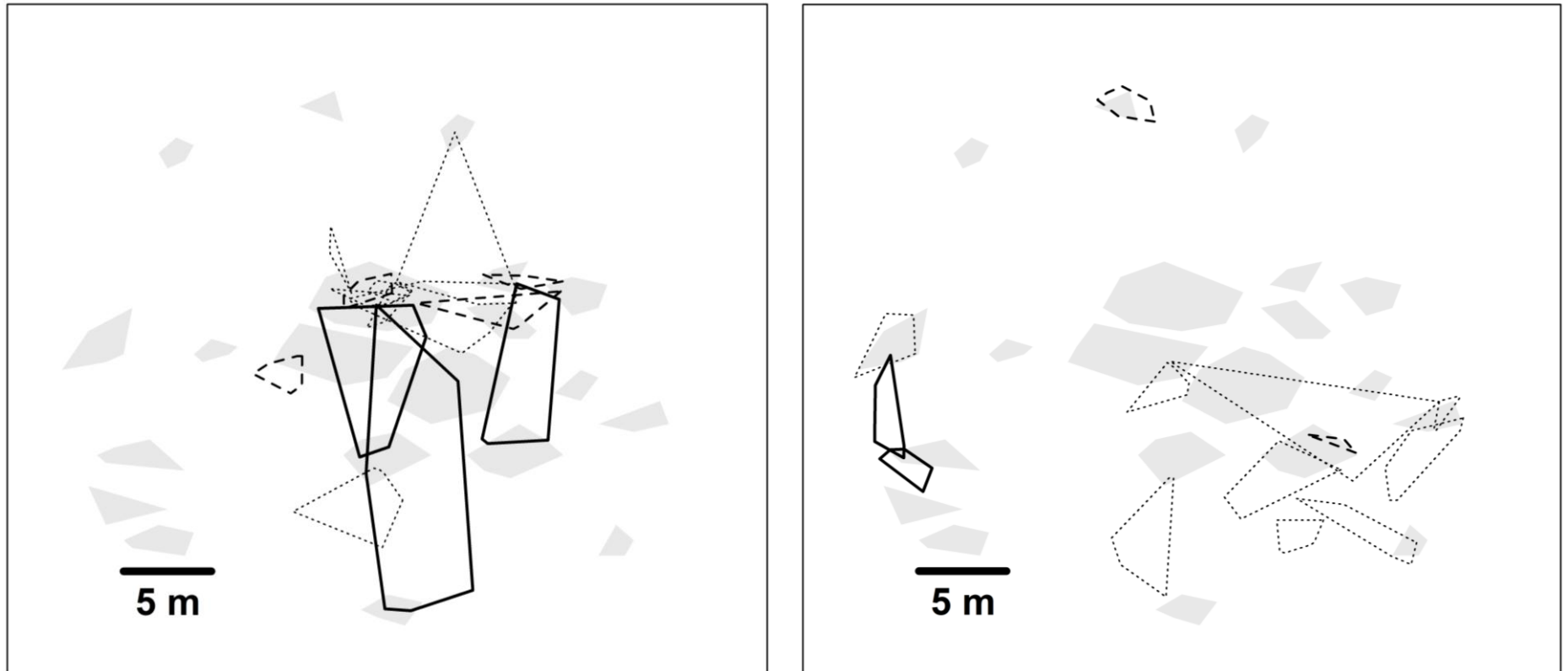


Figura 17 – Cenários de disposição das áreas de vida de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil, na grade B, nas estações chuvosa (esquerda) e seca (direita). Linha contínua = machos; linha tracejada = fêmeas, linha pontilhada = jovens. Escala equivalente a 5 m.

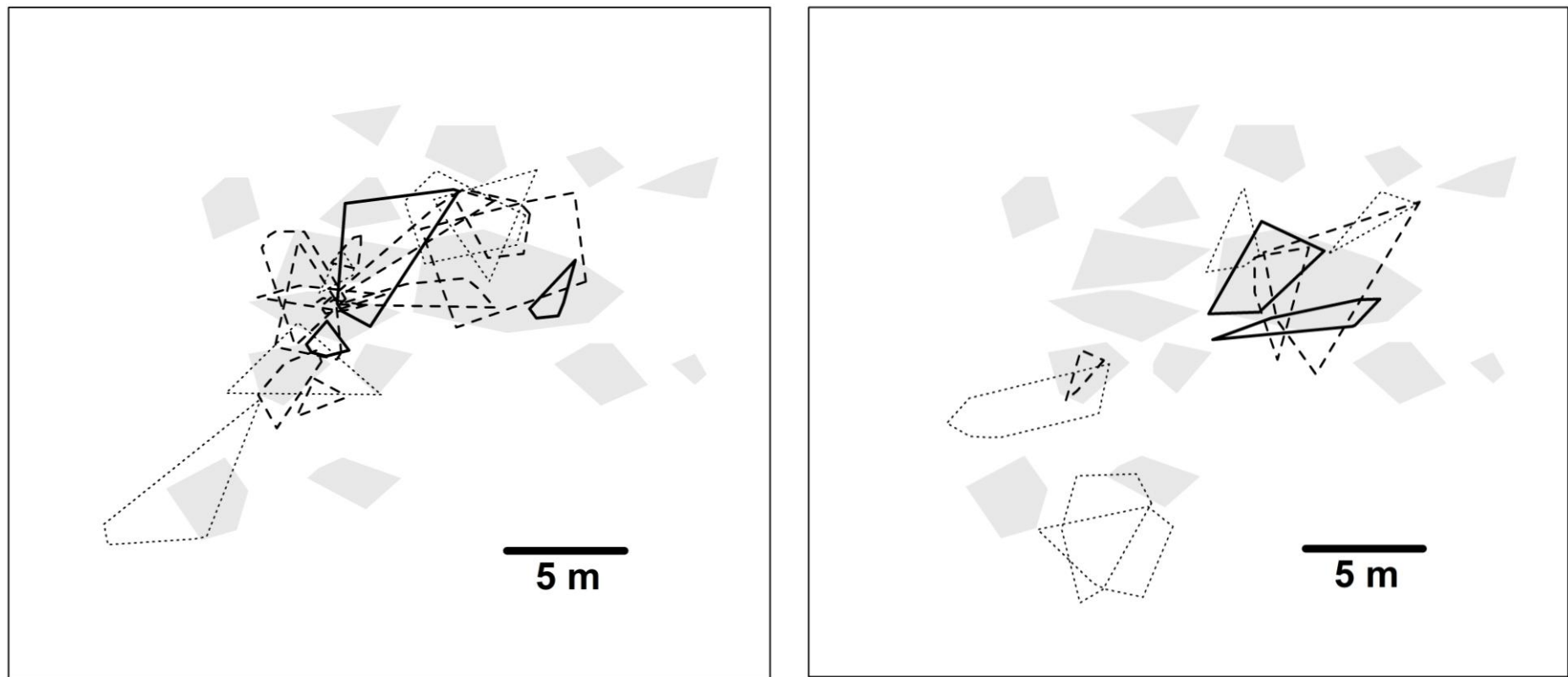


Figura 18 – Frequência relativa de ocorrência de sobreposições de áreas de vida entre os segmentos sociais (jovens, fêmeas e machos) de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. Os números sobre as colunas indicam o tamanho amostral para cada tipo de sobreposição.

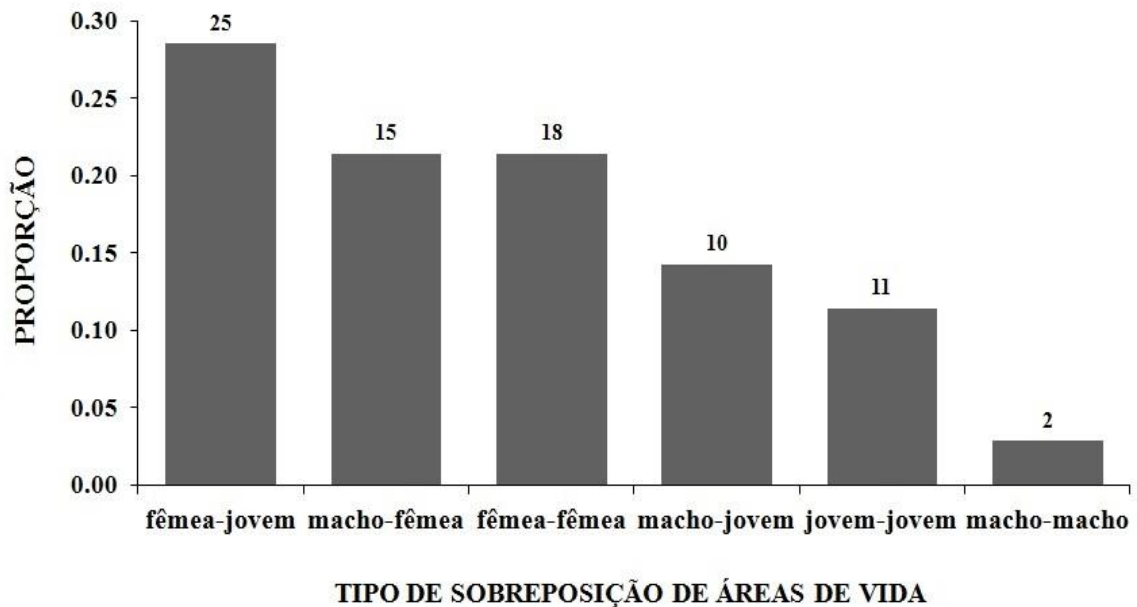
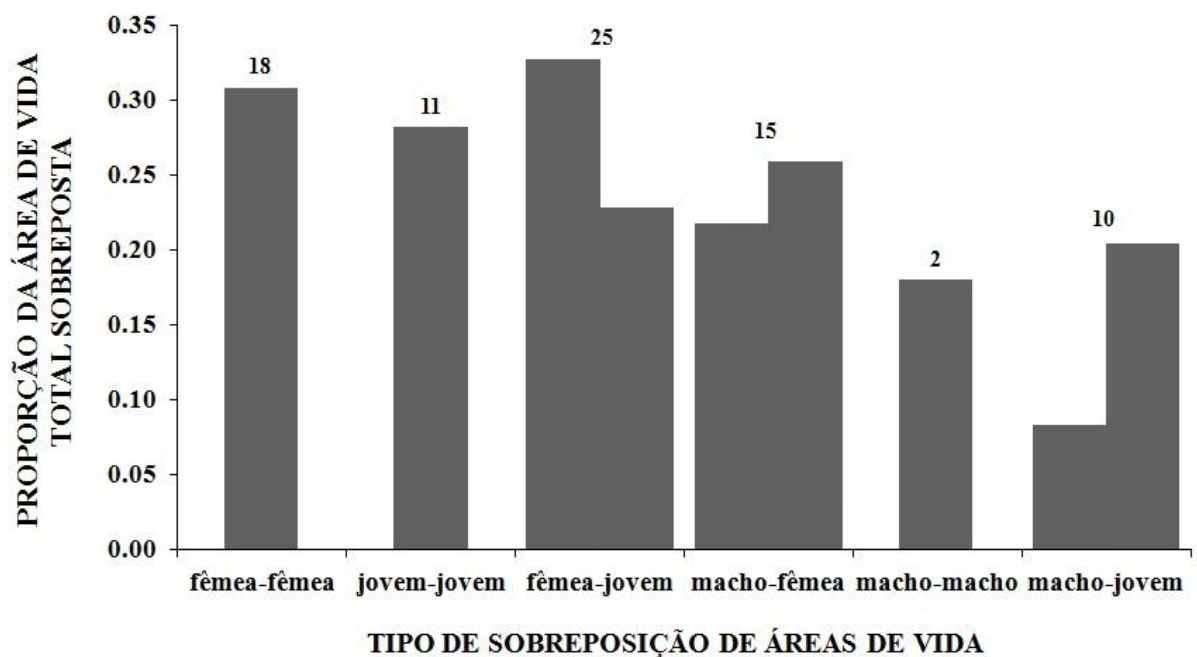
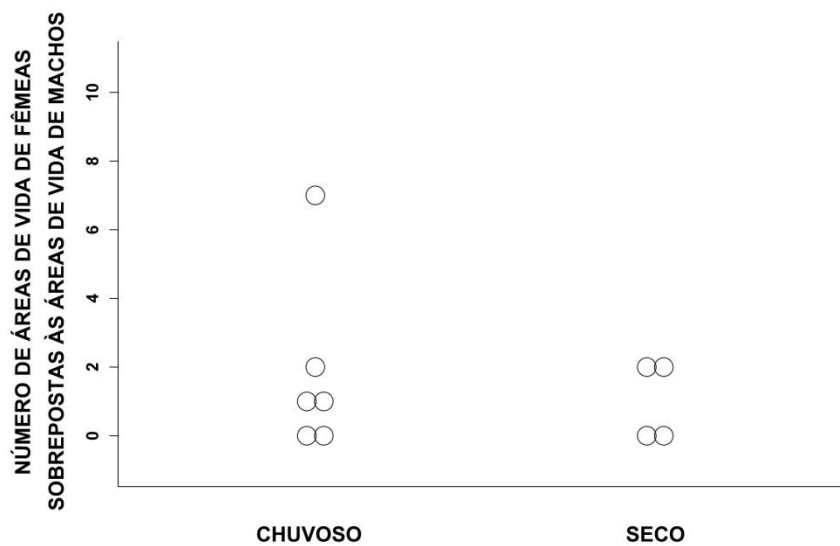


Figura 19 – Proporção média da área de vida total sobreposta a outro indivíduo, em cada tipo de sobreposição de áreas de vida entre os segmentos sociais (jovens, fêmeas e machos) de *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil. Os números sobre as colunas indicam o tamanho amostral para cada tipo de sobreposição.



Ao longo de todo o período de estudo, os machos de *T. semitaeniatus* estiveram associados em média com $1,5 \pm 2,1$ fêmeas, possuindo de zero a sete fêmeas inclusas em suas áreas de vida. O número médio de fêmeas associadas por macho foi maior na estação chuvosa ($1,8 \pm 2,6$ fêmeas/macho) do que na estação seca ($1,0 \pm 1,2$ fêmeas/macho), contudo não houve diferença estatística (Teste-t de Student - $gl = 8$; $t = 0,68$; $p = 0,57$; Figura 20).

Figura 20 – Número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida dos machos, nas estações chuvosa e seca, em *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil.



Entre os seis machos associados a fêmeas, 50% ($n = 3$) apresentaram pelo menos uma fêmea exclusiva (com área de vida não sobreposta à área de vida de outro macho), variando de uma a seis fêmeas exclusivas. A ocorrência de fêmeas exclusivas aconteceu apenas durante a estação chuvosa. Das treze fêmeas que estiveram associadas espacialmente a machos, duas (23%) sobrepuseram suas áreas de vida a dois machos simultaneamente. A sobreposição de áreas de vida de fêmeas às áreas de vida de mais de um macho ocorreu em ambas às estações.

O número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida de machos esteve positivamente associado ao tamanho dos respectivos machos (Correlação de Spearman - $gl = 8$; $r_s = 0,90$; $p < 0,01$; Figura 21), mesmo quando as observações extremas, superior (macho associado a sete fêmeas: Correlação de Spearman - $gl = 7$; $r_s = 0,89$; $p < 0,01$) e inferior (macho associado a nenhuma fêmea: Correlação de Spearman - $gl = 7$; $r_s = 0,88$; $p < 0,01$), foram parcialmente removidas da análises. Não houve associação entre o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida dos machos e os tamanhos das áreas de vida dos machos correspondentes (Correlação de Pearson - $gl = 8$; $r = -0,21$; $p = 0,72$; Figura 22).

Figura 21 – Associação entre o tamanho corpóreo (mm) dos machos e o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às suas áreas de vida, em *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil.

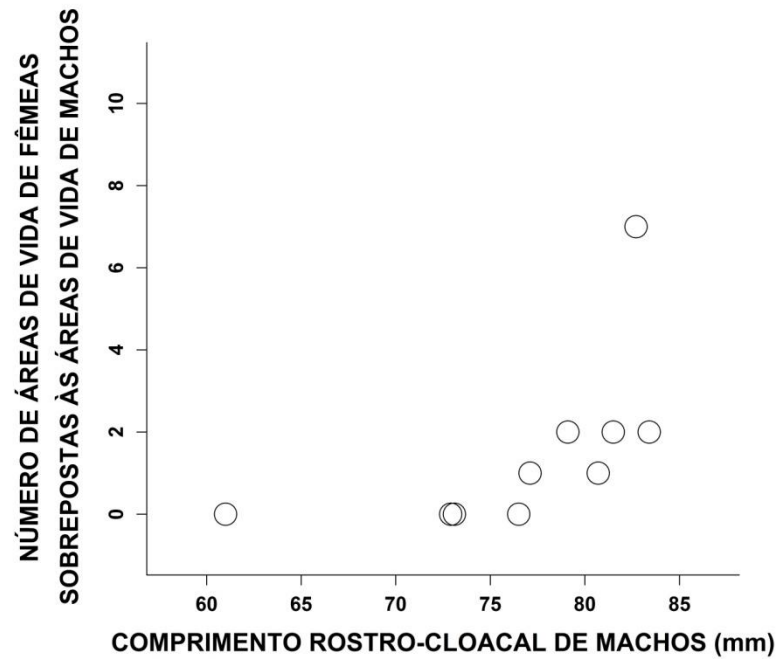
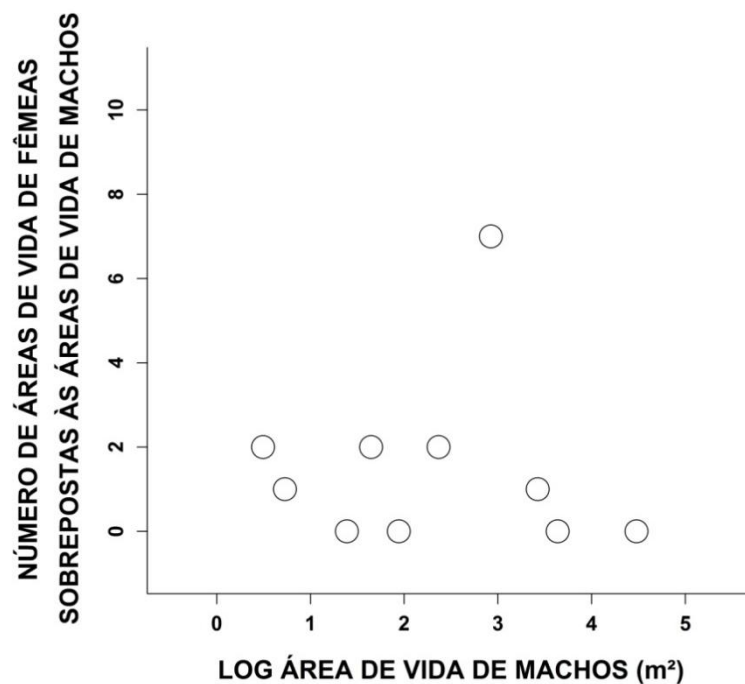


Figura 22 – Associação entre o tamanho das áreas de vida (m^2 em log) dos machos e o número de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às suas áreas de vida, em *Tropidurus semitaeniatus* de Pentecoste, Ceará, Brasil.



3 DISCUSSÃO

3.1 Filopatria e fidelidade de sítio

O uso do espaço por *T. semitaeniatus* mostrou que a espécie é filopátrica, com os indivíduos adultos e jovens restringindo suas atividades aos afloramentos rochosos e às áreas circunvizinhas. O hábito saxícola de *T. semitaeniatus* tem sido reportado há bastante tempo na bibliografia (Vanzolini et al. 1980; Vitt 1981; Vitt e Price 1982; Vitt e Goldberg 1983), mas poucas evidências empíricas demonstraram seu grau de afinidade por ambientes rochosos (Vitt 1995). Ao longo do período amostral, encontramos sucessivamente a maioria dos indivíduos nas proximidades do local do seu primeiro registro de posição espacial, mesmo com o intervalo de seis meses entre as estações chuvosa e seca, indicando que a espécie apresenta fidelidade por locais específicos (Halloy e Robles 2002; Castañeda et al. 2007; Scoular et al. 2011). Esta fidelidade de sítio pode ter acarretado a alta taxa de recaptura de indivíduos deste estudo, bem como o relativamente baixo limiar mínimo de visualizações necessárias para estimar as áreas de vida, resultados que coadunam com o alto nível de especialização no uso do habitat atribuído para *T. semitaeniatus*.

3.2 Área de vida e tamanho corpóreo

Não houve relação entre os tamanhos das áreas de vida e os tamanhos corpóreos em *T. semitaeniatus*, muito embora as análises morfométricas tenham revelado a existência de variações intra-específicas quanto ao comprimento rostro-cloacal. Uma relação positiva entre o tamanho corpóreo e o tamanho das áreas de vidas seria esperada, já que sob o ponto de vista energético, indivíduos maiores têm mais exigências nutricionais (McNab 1963; Mace e Harvey 1983). Esta tendência de uma relação positiva entre o tamanho corpóreo e o tamanho das áreas de vida tem sido revelada em vários taxa de vertebrados, tais como aves (Armstrong 1965), mamíferos (Harestad e Bunnell 1979) e, inclusive, lagartos (Turner et al. 1969). Porém, entre lagartos de um mesmo nível trófico (carnívoros, herbívoros ou onívoros) esta

relação pode não existir (Rose 1982), e somente quando uma grande amplitude de tamanhos corpóreos é analisada, o efeito das necessidades nutricionais pode se tornar aparente (Christian e Waldschmidt 1984). Assim, a ausência de relação entre tamanho do corpo e tamanho das áreas de vida em *T. semitaeniatus* pode ser explicada pela relativamente baixa variação intra-específica nas dimensões corpóreas entre os indivíduos, bem como pelos hábitos alimentares insetívoros tanto dos jovens como dos adultos, de ambos os sexos (Kolodiuk et al. 2010). Analogamente ao encontrado para *T. semitaeniatus*, esta ausência de relação também foi registrada em outras espécies de Iguania, como *Sceloporus virgatus* (Smith 1985), *Liolaemus multimaculatus* (Kacoliris et al. 2009) e, inclusive, no congênere *T. torquatus* (Ribeiro et al. 2009).

A ausência de relação entre tamanho da área de vida e tamanho corpóreo também ocorreu quando analisamos machos, fêmeas e jovens separadamente. No entanto, o resultado da análise parcial para fêmeas foi próximo do nível de significância ($p = 0,06$), sugerindo que ao assumir esta ausência de efeito podemos incorrer em um erro do tipo II. Uma análise da figura 10 revela a ocorrência de uma tendência biológica negativa, com fêmeas maiores apresentando áreas de vida relativamente menores às demais fêmeas. De forma similar ao encontrado para *T. hispidus*, esta provável relação negativa pode ser atribuída à condição reprodutiva das fêmeas maiores, que têm maior probabilidade de estarem ovígeras, estágio no qual elas exibem menor desempenho locomotor (González et al. 2004). É possível que isto se aplique aos *T. semitaeniatus*, uma vez que foi observado em campo que, embora as fêmeas ovígeras apresentem menor vagilidade, elas tenderam a ser relativamente mais esquivas à aproximação humana (permitiram menor aproximação do pesquisador). No entanto, esforços adicionais são necessários para avaliar sistematicamente a ocorrência deste fenômeno.

3.3 Área de vida e sexo

Machos de *T. semitaeniatus* não apresentaram áreas de vida maiores que as fêmeas. A tendência de que machos possuam áreas de vida maiores que as fêmeas é amplamente difundida entre os lagartos, mesmo quando retirado o efeito do tamanho corpóreo, demonstrando também a influencia de fatores sociais sobre os tamanhos das áreas de vida. (Perry e Garland 2002). Esta diferença sexual é especialmente esperada em sistemas

poligínicos e/ou territoriais, em que o número de fêmeas nos haréns tende a se relacionar positivamente com o tamanho das áreas dos machos (Schoener e Schoener 1982; Abell 1999).

Embora sistemas de acasalamento poligínicos tenham sido observados em outros tropidurídeos, como *Microlophus* (previamente *Tropidurus*) *albemarlensis* (Stebbins et al. 1967), *M. delanonis* (Werner 1978) e *T. itambere* (Van Sluys 1997), o reportado territorialismo (área defendida) em *Tropidurus* permanece sem demonstração factual, necessitando de evidências empíricas para confirmar sua existência. Vale ressaltar que a monogamia e a poligamia são categorias extremas de um espectro contínuo (Stamps 1983) e que, especificamente quanto a *T. semitaeniatus*, embora os resultados de sobreposição de área de vida entre machos e fêmeas sugiram a ocorrência de um sistema de acasalamento poligínico, os machos estiveram associados em média a 1,5 fêmeas, um valor relativamente pequeno comparado a outras espécies de lagartos tipicamente poligínicas como, *Sceloporus olivaceus* que apresentou de 4 a 6 fêmeas associadas a cada macho (Blair 1960). Além disso, a alta proporção de sobreposição entre áreas de vida em *T. semitaeniatus* (inclusive entre machos) não suportou a atribuição de territorialismo para a espécie e, adicionalmente, machos com áreas de vida maiores não estiveram associados a um maior número de fêmeas. Portanto, a inclusão de fêmeas nas áreas de vida não parece influenciar o aumento do tamanho das áreas de vida dos machos em *T. semitaeniatus*, o que pode explicar a ausência de diferenças nos tamanhos de áreas de vida entre machos e fêmeas na espécie. Similarmente ao retratado aqui para *T. semitaeniatus*, a ausência de diferenças intersexuais nos tamanhos de área de vida já foi constatada para outros lagartos, por exemplo *Sceloporus* (Davis e Ford 1983), *Gambelia* (Warrick et al. 1998), *Dipsosaurus* (Krekorian 1976) e, inclusive, outros *Tropidurus*, como *T. catalanensis* (Felappi 2009) e *T. hispidus* (González et al. 2004).

3.4 Área de vida e ontogenia

Os tamanhos das áreas de vida não sofreram influência do estágio ontogenético em *T. semitaeniatus*. Mudanças no uso do espaço podem ser produzidas por diversos fatores que atuam ao longo do desenvolvimento dos organismos, fazendo com que os jovens utilizem o habitat diferentemente dos indivíduos adultos (Keren-Rotem et al. 2006). Neste sentido, além das influências do tamanho corpóreo (Christian e Waldschmidt 1984) e do status social (Simon e Middendorf 1980) previamente relatadas, alterações ontogenéticas na dieta (Rocha

1999) e no uso do habitat (Imansyah et al. 2008) também podem contribuir com mudanças no tamanho das áreas de vida entre diferentes classes etárias. Diferenças ontogenéticas no uso do espaço relacionadas a alterações na dieta foram observadas para *Liolaemus lutzae*, em que os jovens, essencialmente insetívoros, possuem áreas de vida menores que os adultos, predominantemente herbívoros (Rocha 1998, 1999). Alterações no uso do microhabitat durante a ontogenia também influenciaram o tamanho das áreas de vida em *Varanus komodoensis*, espécie na qual os hábitos arborícolas são progressivamente substituídos por hábitos terrícolas ao longo do desenvolvimento (Imansyah et al. 2008). De forma similar ao encontrado para o também saxícola *T. itambere*, em que jovens e adultos não diferiram quanto aos tamanhos de suas áreas de vida (Van Sluys 1997), nenhum processo ontogenético parece causar diferenças na extensão do espaço utilizado entre jovens e adultos de *T. semitaeniatus*.

3.5 Área de vida e sazonalidade

Apesar da nítida sazonalidade pluviométrica e maior disponibilidade de alimento durante a estação chuvosa na área de estudo, as dimensões das áreas de vida de *T. semitaeniatus* não diferiram entre as estações do ano. A distribuição espacial dos indivíduos pode ser alterada em resposta às variações na produtividade do habitat, bem como na distribuição e abundância de recursos alimentares (Ruby 1978; Maher e Lott 2000). Portanto, seria esperado que o uso do espaço sofresse alterações temporais, especialmente em um ambiente marcadamente sazonal, como a Caatinga (Tinkle 1967; Scoular et al. 2011). De modo geral, a disponibilidade de alimento afeta inversamente o tamanho das áreas de vida, como evidenciado para *Sceloporus jarrovi* (Simon 1975) e *Dipsosaurus dorsalis* (Krekorian 1976). No entanto, se as diferenças sazonais na abundância de recursos alimentares ocorrem acima dos níveis exigidos pelos organismos, é possível que o tamanho das áreas de vida não seja influenciado pela quantidade de alimento disponível no ambiente (Jones et al. 1987). Além disso, evidências experimentais demonstraram que os tamanhos das áreas de vida de *Tiliqua rugosa* não diferiram entre tratamentos com e sem adição de alimento (Dubas e Bull 1992). Similarmente ao encontrado aqui para *T. semitaeniatus*, seu congênere *T. itambere* também não teve os tamanhos das áreas de vida afetadas pela disponibilidade de alimento (Van Sluys 1997). Embora haja evidências de variação sazonal no estado nutricional em indivíduos de *T. semitaeniatus* (Passos e Rocha *in prep.*), a disponibilidade de alimento não

parece afetar a extensão de utilização do habitat na espécie e, portanto, o alimento não parece ser um fator determinante para o tamanho das áreas de vida individuais em *T. semitaeniatus*.

Embora o tamanho médio das áreas de vida não tenha diferido entre as estações, a variabilidade dos tamanhos de áreas de vida na estação chuvosa é cerca de duas vezes maior que na estação seca, o que sugere a existência de pressões ecológicas distintas em cada estação. Além disso, a distribuição espacial das áreas de vida parece ter sofrido influência da sazonalidade, como pode ser evidenciado pela predominância de áreas de vida estabelecidas nas rochas mais periféricas dos afloramentos em detrimento dos grandes lajeiros (mais centralizados) durante a estação seca (Figura 16 e 17). Resultados similares foram encontrados para *T. torquatus*, espécie na qual os indivíduos ocorreram mais periféricamente nos afloramentos rochosos durante a estação seca (Ribeiro et al. 2009). Devido às extensas dimensões, os grandes lajeiros são menos cobertos pelo dossel e recebem maior exposição luminosa, especialmente na estação seca, na qual a vegetação da Caatinga perde as folhas. Dado que os ambientes rochosos geralmente impõem fortes restrições ecológicas aos lagartos (Revell et al. 2007), inclusive no âmbito térmico (Kearney 2002; Passos et al. 2013), a variação na distribuição espacial das áreas de vida de *T. semitaeniatus* entre as estações chuvosa e seca (Figura 16 e 17) pode ser explicada à luz da biologia térmica, tendo em vista que o uso dos grandes lajeiros pode impor restrições fisiológicas à atividade dos lagartos através do superaquecimento. Portanto, as variações sazonais nas condições térmicas podem ser determinantes para a disposição das áreas de vida em *T. semitaeniatus*, pois embora não tenha havido diferença nos tamanhos das áreas de vida entre as estações, a distribuição espacial das áreas de vida nos afloramentos variou sazonalmente.

A variação sazonal na distribuição espacial das áreas de vida pode ser particularmente observada nos indivíduos jovens, como evidenciado pela distribuição periférica dos mesmos em relação às grandes rochas mais centralizadas no afloramento, sugerindo a existência de segregação espacial entre jovens e adultos de *T. semitaeniatus*. Vários fatores singulares podem afetar a dinâmica espacial de lagartos jovens, como as exigências térmicas diferenciadas (menor inércia térmica em relação aos adultos), a competição por recursos (competitivamente inferiores aos adultos) e, sobretudo, a predação realizada por outras espécies simpátricas ou mesmo por coespecíficos adultos (Siqueira e Rocha 2008). Nos afloramentos rochosos da área de estudo, *T. semitaeniatus* vive em simpatria com seu congênere *T. hispidus* e com os teiídeos de grande porte *Ameiva ameiva* e *Salvator merianae*, para os quais a ocorrência de saurofagia tem sido reportada (Vitt 2000; Zaluar e Rocha 2000; Sales et al. 2010; Zanchi et al. 2012; Silvas et al. 2013). Além disso, vários casos de

canibalismo foram registrados para diferentes espécies de *Tropidurus*, como *T. hygomi* (Dias e Rocha 2004; Kohlsdorf et al. 2004), *T. montanus* (Kiefer e Sazima 2002), *T. oreadicus* (Araujo 1987), *T. torquatus* (Kiefer et al. 2006) e, inclusive, no simpátrico *T. hispidus* (Sales et al. 2011), conseqüentemente, é provável que este fenômeno possa ocorrer também em *T. semitaeniatus*. Devido ao pequeno tamanho relativo dos jovens, especialmente os neonatos, em relação aos coespecíficos adultos e outras espécies simpátricas, estes indivíduos tornam-se presas potenciais para uma ampla variedade de predadores, estando expostos a elevados riscos de predação (Vitt 2000). Soma-se a isto que a alta densidade populacional dos jovens pode favorecer a ocorrência de canibalismo em populações naturais (Polis e Myers 1985). Portanto, a pressão predatória também pode influenciar a dinâmica espacial em *T. semitaeniatus*, afetando particularmente a disposição espacial dos jovens nos afloramentos.

3.6 Área de vida e organização social

A distribuição espacial das áreas de vida de *T. semitaeniatus*, entre as estações chuvosa e seca, também sugeriu mudanças na organização social entre as estações. A densidade de indivíduos, o adensamento entre vizinhos e a frequência de sobreposições de áreas de vida foram maiores na estação chuvosa, sugerindo maiores chances de interações sociais ocorrerem neste período. A tendência de maior sobreposição de áreas de vida durante um período específico do ano é amplamente registrada na bibliografia, geralmente associada ao período reprodutivo (Aragón et al. 2001; Haenel et al. 2003a; Kerr e Bull 2006). Além disso, quando há escassez de recursos, sítios com alta qualidade podem ser preferencialmente utilizados, causando um adensamento de indivíduos e, conseqüentemente, maior sobreposição entre as áreas de vida em períodos específicos. (Ruby 1986; Clobert et al. 1994). Neste sentido, a disponibilidade de fissuras e frestas (recursos essenciais para *T. semitaeniatus*) pode explicar a elevada frequência e a alta proporção de sobreposição de áreas de vida na espécie, principalmente entre as fêmeas (segmento social com a maior taxa de sobreposição de áreas de vida), para as quais o uso de fissuras rochosas serve não somente como refúgio contra predadores, mas também como sítios de oviposição (Vitt e Goldberg 1983).

Os resultados de sobreposição de áreas de vida sugerem que *T. semitaeniatus* possui sistema de acasalamento poligínico, com uma tendência de existir mais do que uma fêmea associada por macho, similarmente ao que ocorre em outros *Tropidurus* (Van Sluys 1997;

Ribeiro et al. 2009). A ocorrência de um maior número de fêmeas associadas a machos de *T. semitaeniatus* na estação chuvosa, somada à existência de fêmeas exclusivas a machos somente nesta estação, podem estar relacionados com a maior produtividade do habitat neste período e, conseqüentemente, a qualidade das áreas de vida dos machos. Se isto for verdade, este argumento poderia explicar o maior grau de exclusividade de fêmeas na estação chuvosa quando comparada à estação seca, na qual devido à menor abundância de recursos, se esperaria uma maior partilha de fêmeas entre os machos.

Apesar da baixa frequência de sobreposição de áreas de vidas entre machos de *T. semitaeniatus*, a proporção das áreas de vida sobrepostas entre machos (~ 18%) foi comparativamente maior que a reportada para outros tropidurídeos, < 2% em *T. torquatus* (Ribeiro et al. 2009) e <10% em *T. itambere* (Van Sluys 1997). Quando a disponibilidade de recursos fundamentais, como alimento e parceiros sexuais, é abundante, a taxa de sobreposição entre áreas de vida de machos pode ser mais elevada, tendo em vista que não se faz necessária a defesa de recursos (Nicholson 1989). Nestes casos, as elevadas taxas de sobreposição de áreas de vida podem refletir um sistema com alta tolerância entre os indivíduos, no qual pode se instaurar uma estrutura social de dominância. Em concordância com estes argumentos, Laurie Vitt, durante suas pesquisas na Caatinga durante a década de 1970, observou o comportamento social de *T. semitaeniatus* e sugeriu que a espécie se organiza em hierarquias de dominância, ressaltando que quando expostos a situações de ameaça, vários indivíduos podiam suportar o compartilhamento de uma mesma fissura na rocha, desfazendo temporariamente a estrutura hierárquica da população (Pianka e Vitt 2003).

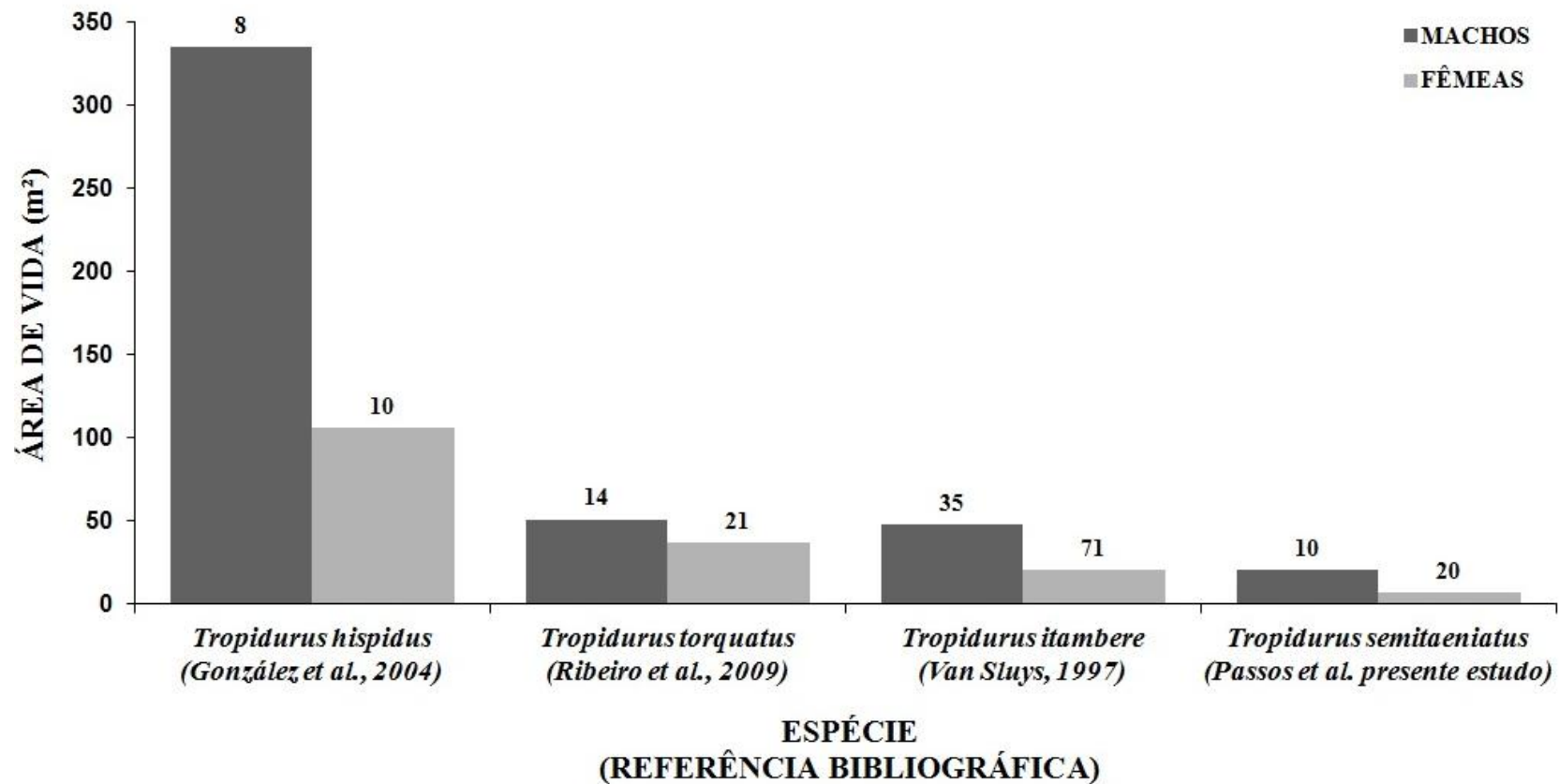
O número de fêmeas associadas às áreas de vida de um determinado macho esteve positivamente relacionado com o tamanho corpóreo dos machos em *T. semitaeniatus*. Em espécies em que os machos são maiores do que as fêmeas e, especialmente em sistemas poligínicos, machos podem estar submetidos à seleção epigâmica ou competir intrassexualmente por parceiros. Nestes sistemas sociais, tanto os atributos físicos dos machos (*e.g.* tamanho do corpo e largura da cabeça), como também a qualidade do ambiente em que vivem (*e.g.* ocorrência de refúgios e quantidade de sítios termais) podem influenciar positivamente seu acesso a fêmeas (Calsbeek e Sinervo 2002). Portanto, é esperado que machos maiores ou com áreas de vida mais extensas agreguem um número maior de fêmeas nas suas áreas de vida, quando comparados a machos de tamanho corpóreo ou áreas de vida menores (Haenel et al. 2003b). Em ambos os casos, o número de fêmeas associadas aos machos pode representar sua qualidade, uma vez que o sucesso reprodutivo dos machos tende a aumentar com o número de fêmeas associadas (Sinervo e Lively 1996). Embora não

tenhamos evidenciado a relação entre o número de fêmeas e o tamanho das áreas de vida dos machos de *T. semitaeniatus*, a ocorrência de uma relação positiva entre o tamanho corpóreo dos machos e a quantidade de áreas de vida de fêmeas sobrepostas às áreas de vida deles, sugere a existência de machos com níveis variados de êxito, reforçando a suposição da existência de uma hierarquia de dominância no sistema de estudo. Além disso, a ausência de relação entre o tamanho dos machos e o tamanho de suas áreas de vida também suporta a hipótese de que o sistema social de *T. semitaeniatus* é estruturado hierarquicamente, dado que machos de diferentes tamanhos corpóreos não sofrem pressão para expandir suas áreas de vida como consequência de uma relação hierárquica bem estabelecida entre eles. Laurie Vitt relatou evidências que coadunam com esta hipótese, ao observar que em cada grupo social de *T. semitaeniatus* havia um único grande macho dominante e vários machos menores subordinados, os quais não costumavam desafiar o indivíduo dominante (Pianka e Vitt 2003).

3.7 Área de vida no gênero *Tropidurus*

Para nosso conhecimento, existem apenas quatro trabalhos publicados sobre áreas de vida de espécies do gênero *Tropidurus* (Giaretta 1996; Van Sluys 1997; González et al. 2004, Ribeiro et al. 2009). Na última extensa revisão sobre áreas de vida de lagartos (Perry e Garland 2002), foi sugerido que, para lagartos que fazem uso vertical do habitat (arborícolas e saxícolas), as estimativas de tamanho de área de vida devem ser comparáveis apenas entre espécies que vivem em habitats similares. Portanto, restringimos nossa comparação interespecífica (Figura 23) aos trabalhos que estudaram populações de *Tropidurus* estabelecidas em habitats rochosos (Van Sluys 1997; González et al. 2004; Ribeiro et al. 2009). Embora *T. itambere*, *T. hispidus* e *T. torquatus* apresentem tamanhos corpóreos relativamente similares a *T. semitaeniatus*, este último apresentou áreas de vida muito menores que os demais congêneres, representando somente 35% da área utilizada pelo também saxícola *T. itambere* (Van Sluys 1997) e apenas 8% em relação ao generalista *T. hispidus* (González et al. 2004).

Figura 23 – Comparação interespecífica e intersexual dos tamanhos de área de vida (m^2 em log) de *Tropidurus*. Números sobre as colunas indicam o tamanho amostral para cada sexo.



3.8 Perspectivas metodológicas

Nossos resultados em relação às diferenças sexuais, ontogenéticas e sazonais nos tamanhos das áreas de vida, contrários às previsões teóricas, poderiam ser, à primeira vista, atribuídos à relativa imprecisão metodológica de estimar áreas de vida bidimensionais para lagartos que utilizam o habitat tridimensionalmente (Milstead 1972). Entretanto, os métodos clássicos para estimar áreas de vida, em sua totalidade, assumem usos do espaço essencialmente bidimensionais e, apesar disto, continuam sendo amplamente aplicados mesmo para espécies reconhecidamente arborícolas (Hagen e Bull 2011; Nicholson e Richards 2011) e saxícolas (MacKay 1975; Van Sluys 1997) devido à inexistência de alternativas mais apropriadas. Para nosso conhecimento, a única alternativa que tenta compensar estas limitações metodológicas é o cálculo de volumes de vida (Koepl et al. 1977). Este método já foi utilizado para lagartos arborícolas (Jenssen e Nunez 1998), mas é completamente incompatível e inapropriado para abordar espécies saxícolas, tendo em vista que estas utilizam apenas as superfícies complexas de habitats de natureza tridimensional, mas não a totalidade de espaços possíveis em um dado volume tridimensional do ambiente. O mais acurado para estes casos seria considerar a superfície topográfica do habitat, entretanto isto envolve o domínio de técnicas topológicas específicas e elevados custos financeiros, tornando esta alternativa quase sempre logisticamente inviável (Monterroso et al. 2013). Embora o Polígono Convexo Mínimo seja sensível ao tamanho amostral e considere porções de espaço não utilizado entre suas delimitações (Worton 1987), este método tem sido o mais frequentemente aplicado para estimar áreas de vida (Laver e Kelly 2008) e continua sendo indicado como o mais apropriado para estimar áreas de vida de répteis e anfíbios (Row e Blouin-Demers 2006), além de permitir comparações entre os estudos (Perry e Garland 2002). Portanto, consideramos os nossos resultados gerados pelo método do Polígono Convexo Mínimo como estimativas primárias do uso do espaço em *T. semitaeniatus*, mas reforçamos a necessidade urgente de avanços metodológicos para suprir a deficiência de estimar áreas de vida de animais que fazem uso tridimensional do habitat. Acreditamos que este constitui um importante desafio para as futuras pesquisas sobre área de vida de lagartos e encorajamos fortemente os pesquisadores interessados a se dedicarem sobre esta lacuna metodológica.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados demonstraram como *T. semitaeniatus* respondeu a fatores que normalmente afetam o uso do espaço em animais. Cumulativamente, a ausência de relação entre o tamanho da área de vida e o tamanho corpóreo, bem como a inexistência de diferenças sexuais, ontogenéticas e sazonais nos tamanhos de área de vida, sugerem que os fatores que determinam a dinâmica espacial de *T. semitaeniatus* divergem dos convencionalmente avaliados em estudos de área de vida de lagartos. Tendo em vista que *T. semitaeniatus* possui diversas características e estratégias singulares relacionadas ao hábito saxícola e, especialmente, à exploração eficiente de fissuras, acreditamos que sua especificidade por ambientes rochosos constitui um fator preponderante para seu uso do espaço. Em uma escala regional, os afloramentos rochosos do nordeste brasileiro estão distribuídos heterogeneamente na paisagem, formando um mosaico de ilhas rochosas inseridas na matriz fitofisionômica da Caatinga. Em uma perspectiva local, isto se traduz em uma disponibilidade limitada de habitats adequados à ocupação por *T. semitaeniatus*, que pode explicar as altas densidades populacionais e, conseqüentemente, os reduzidos tamanhos de área de vida, as elevadas taxas de sobreposição espacial, bem como a estruturação social em hierarquias de dominância.

Em suma o lagarto *T. semitaeniatus* possuiu pequenas áreas de vida e elevadas taxas de sobreposição espacial em comparação às demais espécies de *Tropidurus*. À luz do conhecimento acumulado sobre a história natural da espécie, acreditamos que processos intimamente relacionados ao hábito saxícola extremo regem os padrões singulares de uso do espaço e organização social em *Tropidurus semitaeniatus*.

REFERÊNCIAS

- Abell AJ. 1999. Male-female spacing patterns in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Amphibia-Reptilia*. 20:185–194.
- Aguiar MJN, Aguiar JV, Bezerra FML, Lima JB, Júnior RRC, Aquino FC, Filho OAP, Carneiro, FA. 2001. Dados climatológicos. Estação de Pentecoste, 2000. *Boletim Agrometeorológico*. 26:14.
- Aragón P, López P., Martín J. 2001. Seasonal changes in activity and spatial and social relationships of the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Canadian Journal of Zoology*. 79:1965–1971.
- Araujo AFB. 1987. Comportamento alimentar dos lagartos: o caso dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* da Serra dos Carajás, Pará (Sauria: Iguanidae). *Anais de Etologia*. 5:203–234.
- Armstrong JT. 1965. Breeding home range in the night hawk and birds; its evolutionary and ecological significance. *Ecology*. 46:619–629.
- Baddeley A, Turner R. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*. 12:1–42.
- Bagnouls F, Gaussen H. 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Annales de Géographie*. 66:193–220.
- Baird TA, Sloan CL, Timanus DK. 2001. Intra- and inter-seasonal variation in the socio-spatial behavior of adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris* (Reptilia, Crotaphytidae). *Ethology*. 107:15–32.
- Bivand R, Rundel C. 2013. rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R package version 0.3-2.
- Blair WF. 1960. *The rusty Lizard*. Austin: University of Texas Press. 185 p.
- Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*. 11:637–650.
- Brown JL, Orians GH. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1:239–262.
- Burt WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*. 24:346–352.
- Calenge C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*. 197:516–519.
- Calsbeek R, Sinervo B. 2002. The ontogeny of territoriality during maturation. *Oecologia*. 132:468–477.

Carvalho ALG. 2013. On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa*. 3640:42–56.

Carvalho ALG, Britto MR, Fernandes DS. 2013. Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): distribution, endemism, and area relationships in South America. *Plos One*. 8:e59736.

Castañeda G, Gadsden H, Contreras-Balderas AJ, Peña CG. 2007. Variation in home range of the side-blotched lizard, *Uta steynegeri*, in Coahuila, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 52:461–467.

Christian KA, Tracy CR, Porter WP. 1983. Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology*. 64:463–468.

Christian KA, Waldschmidt S. 1984. The relationship between lizard home range and body size: a reanalysis of the data. *Herpetologica*. 40:68–75.

Clobert J, Massot M, Lecomte J, Sorci G, Fraipont M, Barbault R. 1994. Determinants of dispersal behavior: The common lizard as a case study. In: Vitt LJ, Pianka ER, editors. *Lizard ecology: Historical and experimental perspectives*. New Jersey: Princeton University Press. p 183–206

Cooper WE. 1994. Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. In: Vitt LJ, Pianka ER, editors. *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. New Jersey: Princeton University. p 95–116.

Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1st edition. London: John Murray. 502 p.

Davis J, Ford RG. 1983. Home range in the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis occidentalis*). *Copeia*. 1983:933–940.

De Solla SR, Bonduriansky R, Brooks RJ. 1999. Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology*. 68:221–234.

Dias EJR, Rocha CFD. 2004. *Tropidurus hygomi* (NCN). Juvenile predation. *Herpetological Review*. 35:398–399.

Dubas G, Bull CM. 1992. Food addition and home range size of the lizard *Tiliqua rugosa*. *Herpetologica*. 48:301–306.

Felappi JF. 2009. Área de vida e ecologia termal do lagarto *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) na região dos Pampas do Rio Grande do Sul. Monografia, Ciências Biológicas. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Ferner JW. 1974. Home-range size and overlap in *Sceloporus undulatus erythrocheilus* (Reptilia : Iguanidae). *Copeia*. 1974:332–337.

Fieberg J, Börger L. 2012. Could you please phrase “home range” as a question? *Journal of Mammalogy*. 93:890–902.

- Fisher M, Muth A. 1989. A technique for permanently marking lizards. *Herpetological Review*. 20:45–46.
- Fox SF, McCoy JK, Baird TA. 2003. *Lizard social behavior*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 435 p.
- Fox SF, Rose E, Myers R. 1981. Dominance and the acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology*. 62:888–893.
- Frost CL, Bergmann PJ. 2012. Spatial distribution and habitat utilization of the Zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Journal of Herpetology*. 46:203–208.
- Giaretta AA. 1996. *Tropidurus torquatus* (NCN). Home range. *Herpetological Review*. 27:80–81.
- González LA, Prieto A, Ojeda G. 2004. Área de actividad y comportamiento del lagarto *Tropidurus hispidus* (Spix 1825) (Sauria - Tropiduridae) en Cerro Colorado, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. *Saber*. 16:96–104.
- Gotelli NJ, Entsminger GL. 2004. *EcoSim: null models software for ecology*. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho.
- Gotelli NJ, Graves GR. 1996. *Null models in ecology*. Washington: Smithsonian Institute. 368 p.
- Haanel GJ, Smith LC, John-Alder HB. 2003a. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus* (eastern fence lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. *Copeia*. 2003:99–112.
- Haanel GJ, Smith LC, John-Alder HB. 2003b. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus*. II. A test of spatial relationships and reproductive success. *Copeia*. 2003:113–123.
- Hagen IJ, Bull CM. 2011. Home ranges in the trees: radiotelemetry of the prehensile tailed skink, *Corucia zebrata*. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*. 45:36–39.
- Halloy M, Robles C. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*. 38:118–129.
- Harestad AS, Bunnell FL. 1979. Home range and body weight—a reevaluation. *Ecology*. 60:389–402.
- Hayne DW. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy*. 30:1–18.
- Hews DK. 1993. Food resources affect female distribution and male mating opportunities in the iguanian lizard *Uta palmeri*. *Animal Behaviour*. 46:279–291.
- Hibbitts TJ, Cooper WE, Whiting MJ. 2012. Spatial distribution and activity patterns in african barking geckos: implications for mating system and reproduction. *Journal of Herpetology*. 46:456–460.

- Horne JS, Garton EO, Sager-Fradkin KA. 2007. Correcting home-range models for observation bias. *Journal of Wildlife Management*. 71:996–1001.
- Huey RB, Pianka ER. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 62:991–999.
- Huey RB, Pianka ER, Schoener TW. 1983. *Lizard Ecology: Studies of a model organism*. Cambridge: Harvard University Press. 501 p.
- Imansyah MJ, Jessop TS, Ciofi C, Akbar Z. 2008. Ontogenetic differences in the spatial ecology of immature Komodo dragons. *Journal of Zoology*. 274:107–115.
- Jenssen TA, Nunez SC. 1998. Spatial and breeding relationships of the lizard, *Anolis carolinensis*: evidence of intrasexual selection. *Behaviour*. 135:981–1003.
- Jones SM, Waldschmidt SR, Potvin MA. 1987. An experimental manipulation of food and water - growth and time-space utilization of hatchling lizards (*Sceloporus undulatus*). *Oecologia*. 73:53–59.
- Kacoliris PF, Williams JD, Arcaute CR, Cassino C. 2009. Home range size and overlap in *Liolaemus multimaclulatus* (Squamata:Liolamidae) in pampean coastal dunes of Argentina. *South American Journal of Herpetology*. 4:229–234.
- Kearney M. 2002. Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology*. 27:205–218.
- Keren-Rotem T, Bouskila A, Geffen E. 2006. Ontogenetic habitat shift and risk of cannibalism in the common chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 59:723–731.
- Kerr GD, Bull CM. 2006. Exclusive core areas in overlapping ranges of the sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behavioral Ecology*. 17:380–391.
- Kiefer MC, Sazima I. 2002. *Tropidurus montanus* (NCN). Cannibalism. *Herpetological Review*. 33:136.
- Kiefer MC, Siqueira CC, Van Sluys M, Rocha CFD. 2006. *Tropidurus torquatus* (Collared Lizard, Calango). *Prey*. *Herpetological Review*. 37:475–476.
- Koeppl JW, Slade NA, Harris KS, Hoffmann RS. 1977. A tree-dimensional home range model. *Journal of Mammalogy*. 58:213–220.
- Kohlsdorf T, Godoy C, Navas CA. 2004. *Tropidurus hygomi* (NCN). Cannibalism. *Herpetological Review*. 35:398.
- Kolodiuk MF, Ribeiro LB, Freire EMX. 2009. The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia*. 26:581–585.

- Kolodiuk MF, Ribeiro LB, Freire EMX. 2010. Diet and foraging behavior of two species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) in the Caatinga of northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*. 5:35–44.
- Krekorian CO. 1976. Home range size and overlap and their relationship to food abundance in the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica*. 32:405–412.
- Laver PN, Kelly MJ. 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management*. 72:290–298.
- Loehle C. 1990. Home range: A fractal approach. *Landscape Ecology*. 5:39–52.
- Lutterschmidt WI. 2013. *Reptiles in Research: Investigations of ecology, physiology, and behavior from desert to sea*. Nova Science Publishers. 547 p.
- M'Closkey RT, Szpak CP, Deslippe JR. 1990. Experimental assessment of factors affecting the distribution of adult female tree lizards. *Oikos*. 59:183–188.
- Mace GM, Harvey PH. 1983. Energetic constraints on home-range size. *The American Naturalist*. 121:120–132.
- MacKay WP. 1975. The home range of the banded rock lizard *Petrosaurus mearnsi* (Iguanidae). *The Southwestern Naturalist*. 20:113–120.
- Maher CR, Lott DF. 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist*. 143:1:29.
- Martins EP. 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. In: Vitt LJ and Pianka ER, editors. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. New Jersey: Princeton University Press. p 117–144.
- McNab BK. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist*. 97:133–140.
- Mesquita PCMD, Borges-Nojosa DM, Passos DC, Bezerra CH. 2011. Ecology of *Philodryas nattereri* in the Brazilian semi-arid region. *Herpetological Journal*. 21:193–198.
- Milstead WW. 1972. More on lizard home ranges. *Herpetological Review*. 4:83–84.
- Mitchell MS, Powell RA. 2012. Foraging optimally for home ranges. *Journal of Mammalogy*. 93:917–928.
- Mohr CO. 1947. Table of equivalent populations of north american small mammals. *American Midland Naturalist*. 37:223–249.
- Monterroso P, Sillero N, Rosalino LM, Loureiro F, Alves PC. 2013. Estimating home-range size: when to include a third dimension? *Ecology and evolution*. 3:2285–95.
- Morris DW. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*. 136:1–13.

- Nicholson AM, Spellerberg IF. 1989. Activity and home range of the lizard *Lacerta agilis*. *Herpetological Journal*. 1:362–365.
- Nicholson KE, Richards PM. 2011. Home-range size and overlap within an introduced population of the cuban knight anole, *Anolis equestris* (Squamata:Iguanidae). *Phyllomedusa*. 10:65–73.
- Passos DC, Zanchi D, Rocha CFD. 2013. Basking in shadows and climbing in the darkness: microhabitat use, daily activity and thermal ecology of the gecko *Phylllopezus periosus* RODRIGUES, 1986. *Herpetozoa*. 25:171–174.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 11:1633–1644.
- Perry G, Garland T. 2002. Lizard home ranges: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology*. 83:1870–1885.
- Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4:53–74.
- Pianka ER, Vitt LJ. 2003. *Lizards - Windows to the evolution of diversity*. Berkeley: University of California Press. 333 p.
- Polis GA, Myers CA. 1985. A survey of intraspecific predation among reptiles and amphibians. *Journal of Herpetology*. 19:99–107.
- Powell RA, Mitchell MS. 2012. What is a home range? *Journal of Mammalogy*. 93:948–958.
- R Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna.
- Reilly SM, McBrayer LB, Miles DB. 2007. *Lizard Ecology: The evolutionary consequences of foraging mode*. Cambridge: Cambridge University Press. 545 p.
- Revell LJ, Johnson MA, Schulte JA, Kolbe JJ, Losos JB. 2007. A phylogenetic test for adaptive convergence in rock-dwelling lizards. *Evolution*. 61:2898–2912.
- Ribeiro LB, Freire EMX. 2009. *Tropidurus semitaeniatus* (NCN). Drinking behavior. *Herpetological Review*. 40:228–229.
- Ribeiro LB, Freire EMX. 2010. Thermal ecology and thermoregulatory behaviour of *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in caatinga area of northeastern Brazil. *Herpetological Journal*. 20:201–208.
- Ribeiro LB, Freire EMX. 2011. Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata , Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Iheringia - Série Zoologia*. 101:225–232.

- Ribeiro LB, Gogliath M, Freire EMX. 2008. *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) as a seed disperser of the plant *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae) in the Caatinga of northeastern Brazil. *Cuadernos de Herpetologia*. 22:91–94.
- Ribeiro LB, Kolodiuk MF, Freire EMX. 2010. Ventral colored patches in *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae): Sexual dimorphism and association with reproductive cycle. *Journal of Herpetology*. 44:177–182.
- Ribeiro LB, Silva NB, Freire EMX. 2012. Reproductive and fat body cycles of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural*. 85:307–320.
- Ribeiro LB, Souza BM, Gomides SC. 2009. Range structure, microhabitat use, and activity patterns of the saxicolous lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) on a rock outcrop in Minas Gerais, Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82:577–588.
- Robles C, Halloy M. 2009. Home ranges and reproductive strategies in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology*. 4:253–258.
- Rocha CFD. 1994. Introdução à ecologia dos lagartos brasileiros. *Herpetologia no Brasil*, 1. Belo Horizonte: Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais; Fundação Biodiversitas; Fundação Ezequiel Dias. p 39–57.
- Rocha CFD. 1998. Ontogenetic shift in the rate of plant consumption in a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*). *Journal of Herpetology*. 32:274–279.
- Rocha CFD. 1999. Home range of the tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biologia*. 59:125–130.
- Rodrigues MT. 1984. Sobre *Platynotus* Wagler, 1830, pré-ocupado, substituído por *Tapinurus* Amaral, 1933, com a descrição de uma nova espécie (Sauria, Iguanidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*. 35:367–373.
- Rodrigues MT. 2003. Herpetofauna da caatinga. Pages 181–236 in I. R. Leal, M. Tabarelli, and J. M. C. Silva, editors. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. *Journal of Herpetology*. 16:253–269.
- Row JR, Blouin-Demers G. 2006. Kernels are not accurate estimators of home-range size for herpetofauna. *Copeia*. 2006:797–802.
- Ruby DE. 1978. Seasonal changes in the territorial behavior of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia*. 1978:430–438.
- Ruby DE. 1986. Selection of home range site by females of the lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Herpetology*. 20:466–469.

- Ruby DE, Dunham AE. 1987. Variation in home range size along an elevational gradient in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Oecologia*. 71:473–480.
- Sales RFD, Jorge JS, Ribeiro LB, Freire EMX. 2011. A case of cannibalism in the territorial lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata:Tropiduridae) in Northeast Brazil. *Herpetology Notes*. 4:265–267.
- Sales RFD, Ribeiro LB, Almeida HWB, Freire EMX. 2010. *Ameiva ameiva* (Giant Ameiva). Saurophagy. *Herpetological Review*. 41:72–73.
- Schoener TW, Schoener A. 1982. Intraspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology*. 63:809–823.
- Scoular KM, Caffry WC, Tillman JL, Finan SE, Schwartz SK, Sinervo B, Zani PA. 2011. Multiyear home-range ecology of common Side-Blotched lizards in eastern Oregon with additional analysis of geographic variation in home-range size. *Herpetological Monographs*. 25:52–75.
- Sheldahl LA, Martins EP. 2000. The territorial behaviour of the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica*. 56:469–479.
- Silvas EAP, Santos TD, Leite GN, Ribeiro LB. 2013. *Tropidurus hispidus* (Squamata:Tropiduridae) and *Leptodactylus* cf. *fuscus* (Anura:Leptodactylidae) as prey of the teiid lizards *Salvator merianae* and *Ameiva ameiva*. *Herpetology Notes*. 6:51–53.
- Simon CA. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Ecology*. 56:993–998.
- Simon CA, Middendorf GA. 1980. Spacing in juvenile lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Copeia*. 1980:141–146.
- Sinervo B, Lively C. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*. 380:240–243.
- Siqueira CC, Rocha CFD. 2008. Predation by lizards as a mortality source for juvenile lizards in Brazil. *South American Journal of Herpetology*. 3:82–87.
- Smith DC. 1985. Home range and territory in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Animal Behaviour*. 33:417–427.
- Spencer WD. 2012. Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy*. 93:929–947.
- Stamps JA. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In: Gans C, Tinkle DW, editors. *Biology of the Reptilia*. New York : Academic Press. p 265–334.
- Stamps JA. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW, editors. *Lizard ecology: studies of a model organism*. Cambridge: Harvard University Press. p 169–204.

- Stebbins RC, Lowenstein JM, Cohen NW. 1967. A field study of the lava lizard (*Tropidurus albemarlensis*) in the galápagos islands. *Ecology*. 48:839–851.
- Tinkle DW. 1967. Home range, density, dynamics, and structure of a Texas population of the lizard *Uta stansburiana*. In: Milstead JJ, editor. *Lizard Ecology: a symposium*. Kansas: University of Missouri Press. p 5–29.
- Turner FB, Jennrich RI, Weintraub JD. 1969. Home ranges and body size of lizards. *Ecology*. 50:1076–1081.
- Van Sluys M. 1997. Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Copeia*. 1997:623–628.
- Vanzolini PE. 1976. On the lizards of a cerrado-caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia*. 29:111–119.
- Vanzolini PE, Ramos-Costa AMM, Vitt LJ. 1980. Répteis das caatingas. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 161 p.
- Verwajen D, Van Damme R. 2008. Wide home ranges for widely foraging lizards. *Zoology*. 111:37–47.
- Vitt LJ. 1981. Lizard reproduction: Habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *American Naturalist*. 117:506–514.
- Vitt LJ. 1983. Tail loss in lizards: The significance of foraging and predator escape modes. *Herpetologica*. 39:151–162.
- Vitt LJ. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*. 1:1–29.
- Vitt LJ. 2000. Ecological consequences of neonatal body-size in lizards. *Herpetological Monographs*. 14:388–400.
- Vitt LJ, Goldberg SR. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia*. 1983:131–141.
- Vitt LJ, Pianka ER. 1994. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. New Jersey: Princeton University Press. 416 p.
- Vitt LJ, Price HJ. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*. 38:237–255.
- Warrick GD, Kato TT, Rose BR. 1998. Microhabitat use and home range characteristics of blunt-nosed leopard lizards. *Journal of Herpetology*. 32:183–191.
- Werner DI. 1978. On the biology of *Tropidurus delanonis*, Baur (Iguanidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 47:337–395.

Whitehead H. 2009. SOCPROG programs: analyzing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63:765–778.

Williamson M, Gaston KJ. 1999. A simple transformation for sets of range sizes. *Ecography*. 22:674–680.

Winck GR., Blanco CC, Cechin SZ. 2011. Population ecology of *Tupinambis merianae* (Squamata, Teiidae): home-range, activity and space use. *Animal Biology*. 61:493–510.

Worton BJ. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*. 38:277–298.

Zaluar HLT, Rocha CFD. 2000. The ecology of the wide-foraging lizard *Ameiva ameiva* (Teiidae) in a sand dune habitat Southeast Brazil: ontogenetic, sexual and seasonal trends in food habits, activity, thermal biology and microhabitat use. *Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science*. 52:101–107.

Zanchi D, Passos DC, Borges-Nojosa DM. 2012. *Tropidurus hispidus* (Calango). *Sauropagy. Herpetological Review*. 43:141–142.

Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th edition. New Jersey: Pearson Prentice Hall. 944 p.

APÊNDICE A – Roteiro de comandos para estimar e visualizar as áreas de vida pelo método do polígono convexo mínimo na plataforma R.

Passo 1: Instalar e carregar pacote “adehabitatHR”.

```
install.packages("adehabitatHR")           # instala pacote "adehabitatHR".
library("adehabitatHR")                   # carrega pacote "adehabitatHR".
```

Passo 2: Carregar e visualizar o banco de dados com os registros de posições (coordenadas x e y) de cada indivíduo (id) a partir do arquivo em formato.csv.

```
dados = read.csv('dados.csv', header=T, sep=';') # carrega o objeto "dados".
dados                                     # visualiza o objeto "dados".
```

#Passo 3: Estimar áreas de vida.

```
coordenadas=data.frame(dados$x,dados$y)       # cria o objeto tipo data.frame
"coordenadas" que contém apenas as coordenadas x e y do objeto "dados".

identidades=data.frame(dados$id)              # cria o objeto tipo data.frame
"identidades" que contém apenas as identidades do objeto "dados".

coordenadas=coordinates(identidades)         # estabelece a ligação entre os
objetos coordenadas e identidades criando dados de classe espacial.

areas=mcp(identidades, percent=95, unin='m', unout='m2')# cria o objeto "areas" que contém
as estimativas de áreas de vida para cada animal.

areas                                         # visualiza o objeto "areas".
```

Passo 4: Exportar as estimativas de áreas de vida em um arquivo de formato .csv.

```
sink("áreas_de_vida.csv")                   # inicia a criação do arquivo de
exportação nomeado "areas_de_vida.csv" no diretório de trabalho.
```

```
as.data.frame(areas) # envia o objeto "areas" para o
arquivo "areas_de_vida.csv".

sink() # finaliza a criação do arquivo
"areas_de_vida.csv".
```

Passo 5: Visualizar os polígonos convexos mínimos.

```
poligonos=plot(areas) # gera graficamente os poligonos
convexos mínimos.

poligonos # exibe os poligonos convexos
mínimos.
```

Passo 6: Exportar os polígonos convexos mínimos em um arquivo de formato .png.

```
png(file="poligonos.png") # inicia a criação do arquivo de
exportação nomeado "poligonos.png" no diretório de trabalho.

poligonos=plot(areas) # envia o objeto "poligonos" para
o arquivo "poligonos.png".

dev.off() # finaliza a criação do arquivo
"poligonos.png".
```

APÊNDICE B – Roteiro de comandos para calcular as sobreposições entre áreas de vida baseadas no método do polígono convexo mínimo na plataforma R.

Passo 1: Instalar e carregar pacote “rgeos”.

```
install.packages("rgeos")           # instala pacote "rgeos".
library("rgeos")                   # carrega pacote "rgeos".
```

Passo 2: Gerar o objeto de classe espacial relativo as áreas de vida.

```
areas=mcp(identidades, percent=95, unin='m', unout='m2')# cria o objeto "areas" que contém
as estimativas de áreas de vida para cada animal.
```

```
areas                               # visualiza o objeto "areas".
```

Passo 3: Criar uma matriz para receber os valores absolutos de sobreposição de áreas de vida para cada par de indivíduos.

```
matriz_absoluta=matrix(NA,n,n,dimnames=list(c("a", "b", "c", "d", "e",...),c("a", "b", "c",
"d", "e",...)))           # cria um objeto do tipo matriz n x
n, denominado "matriz_absoluta", onde "n" é número de indivíduos e "a", "b", "c", "d",
"e",... são as identidades dos indivíduos na mesma ordem em que aparecem no objeto "area".
```

```
for(i in 1:n){
```

```
  for(j in 1:n){
```

```
    p1 <- as(areas@'polygons'[[i]]@'Polygons'[[1]]@'coords',"gpc.poly")
```

```
    p2 <- as(areas@'polygons'[[j]]@'Polygons'[[1]]@'coords',"gpc.poly")
```

```
    matriz_absoluta[i,j] <-area.poly(p1)+area.poly(p2)-area.poly(union(p1,p2))
```

```
  }}           # insere os valores absolutos de
sobreposição (em m2) entre cada par de indivíduos no objeto "matriz_absoluta".
```

```
matriz_absoluta           # visualiza o objeto
"matriz_absoluta".
```

Passo 4: Criar uma matriz para receber os valores relativos de sobreposição de áreas de vida para cada par de indivíduos.

```
matriz_relativa=matrix(NA,n,n,dimnames=list(c("a", "b", "c", "d", "e",...),c("a", "b", "c",
"d", "e",...))) # cria um objeto do tipo matriz n x
n, denominado "matriz_relativa", onde "n" é número de indivíduos e "a", "b", "c", "d", "e",...
são as identidades dos indivíduos na mesma ordem em que aparecem no objeto "area".
```

```
for(i in 1:n) {
  areas_relativas<-(matriz_absoluta[,i])/areas$area[i]
  matriz_relativa [,i]<-areas_relativas
} # insere os valores de sobreposição
relativos (área sobreposta/área total) entre cada par de indivíduos no objeto matriz_absoluta".
```

Passo 5: Visualizar e exportar a matriz de sobreposição relativa das áreas de vida em um arquivo de formato .csv.

```
matriz_relativa # visualiza o objeto
"matriz_relativa".

write.csv(matriz_relativa, "matriz_relativa.csv") # cria um arquivo de exportação
nomeado "matriz_relativa.csv" no diretório de trabalho.
```

APÊNDICE C – Roteiro de comandos para calcular o espaçamento entre áreas de vida vizinhas na plataforma R.

Passo 1: Instalar e carregar pacote “spatstat”.

```
install.packages("spatstat") # instala pacote "spatstat".
```

```
library("spatstat") # carrega pacote "spatstat".
```

Passo 2: Carregar e visualizar o banco de dados com os centros medianos das áreas de vida de cada indivíduo a partir do arquivo em formato.csv.

```
centros= read.csv('centros.csv', header=T, sep=';') # carrega o objeto "centros".
```

```
centros # visualiza o objeto "centros".
```

Passo 3: Calcular as distâncias entre o centro mediano de cada indivíduo e o centro mediano do seu vizinho mais próximo.

```
distancias=nnndist(centros, k=1) # cria um objeto do tipo vetor,  
denominado "distancias", que contém os valores das distâncias (em m) entre o centro  
mediano de cada indivíduo e o centro mediano do seu vizinho mais próximo.
```

```
distancias # visualiza o objeto "distancias".
```