SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ECOLOGIA E BIOGEOGRAFIA DE SERPENTES NA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA

Arthur de Sena Santos

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador(a): Dr. Guarino Rinaldi Colli

Nova Xavantina-MT
Fevereiro, 2025

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ECOLOGIA E BIOGEOGRAFIA DE SERPENTES NA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA

Arthur de Sena Santos

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador(a): Dr. Guarino Rinaldi Colli

Nova Xavantina-MT
Fevereiro, 2025

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education)

Ficha catalográfica elaborada pela Supervisão de Bibliotecas da UNEMATCatalogação de Publicação na Fonte.
UNEMAT - Unidade padrão

S237e Santos, Arthur de Sena.
Ecologia e biogeografia de Serpentes na transição Cerrado-Amazônia / Arthur de Sena Santos. - Cáceres, 2025.
77f.: il.

Universidade do Estado de Mato Grosso "Carlos Alberto Reyes Maldonado", Ecologia e Conservação/NVX-PPGEC - Nova Xavantina - Mestrado Academico, Campus Universitário De Nova Xavantina.
Orientador: Guarino Rinaldi Colli.

1. Répteis. 2. Ecótono. 3. Brasil. I. Colli, Guarino Rinaldi. II. Título.

UNEMAT / MTSCB CDU 597.8(817.2)

TERMO DE APROVAÇÃO

ECOLOGIA E BIOGEOGRAFIA DE SERPENTES NA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA

Arthur de Sena Santos

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Aprovado em 27 de fevereiro de 2025.

Banca Examinadora:

_____

Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli (Orientador)
Universidade do Estado de Mato Grosso

_____

Profa. Dra. Sonia Zanini Cechin (Membro titular-Externo)
Universidade Federal de Santa Maria

_____

Prof. Dr. Joaquim Manoel da Silva (Membro titular)
Universidade do Estado de Mato Grosso

SUMÁRIO.

SUMÁRIO. 6
1. INTRODUÇÃO GERAL 11
2. CAPÍTULO 1 12
RESUMO 13
2.1. INTRODUÇÃO 15
2.2. MATERIAL E MÉTODOS 18
2.2.1 ÁREA DE ESTUDO 18
2.2.2 COLETA DE DADOS 20
2.2.3 ANÁLISE DE DADOS 20
2.3. RESULTADOS 22
2.4. DISCUSSÃO 33
3. CAPÍTULO 2 37
RESUMO 37
3.1. INTRODUÇÃO 39
3.2. MATERIAL E MÉTODOS 44
3.2.1 ÁREA DE ESTUDO 44
3.2.2 COLETA DE DADOS 44
3.2.2 ANÁLISE DE DADOS 46
3.3. RESULTADOS 48
3.3.1 DIVERSIDADE FILOGENÉTICA 48
3.3.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL 51
3.3.3 DIVERSIDADE TAXONÔMICA 53
3.4. DISCUSSÃO 54
3.5. CONCLUSÃO 62
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 63

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Localização de Nova Xavantina - MT dentro da área de transição Cerrado-Amazônia.....19
Figura 2. Curva de rarefação.....27
Figura 3. Dinâmica temporal da comunidade.....30
Figura 4. Dinâmica temporal da abundância das espécies.....32

CAPÍTULO 2

Figura 1. Mapa das localidades do estudo.....45
Figura 2. Modelos Lineares Generalizados para diversidade filogenética.....50
Figura 3. Modelos Lineares Generalizados para diversidade funcional.....52
Figura 4. Modelos Lineares Generalizados para diversidade taxonômica.....54
Figura 5. Riqueza das linhagens de serpentes registradas durante o estudo.....56
Figura 6. Micro-habitat das linhagens de serpentes registradas durante o estudo.....58

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Lista de espécies registradas no município de Nova Xavantina – MT.....23

Tabela 2. Padrão de distribuição das espécies.....28

Tabela 3. Substituição temporal das espécies durante o estudo.....31

Tabela 4. Métricas de estabilidade da comunidade.....31

Tabela 5. Grau de reordenamento das espécies ao longo do tempo.....31

RESUMO

Compreender os fatores que moldam a estrutura e a dinâmica temporal das comunidades de serpentes é essencial para a conservação da biodiversidade, especialmente em regiões ecotonais que enfrentam rápidas mudanças ambientais. Este estudo examina a composição, diversidade e estabilidade temporal das comunidades de serpentes na zona de transição Cerrado-Amazônia, a maior transição floresta-savana do mundo e um ecossistema altamente ameaçado no Brasil. Através de extensivo trabalho de campo e levantamentos na literatura, documentamos 53 espécies de serpentes distribuídas em sete famílias, com Dipsadidae apresentando a maior diversidade e a descoberta de duas espécies potencialmente novas. A composição da comunidade reflete a complexidade ambiental da região, com espécies exibindo padrões variados de distribuição e preferência de habitat. As análises temporais revelam que a substituição de espécies é mais alta durante as estações secas e chuvosas, impulsionada pelo aparecimento e desaparecimento sazonais das espécies. Também avaliamos como a biogeografia, o filtro ambiental e a convergência de traços funcionais influenciam a estrutura das comunidades de serpentes ao longo de gradientes ecológicos. Usando 67 levantamentos de comunidades, investigamos a relação entre diversidade filogenética das espécies, diversidade funcional e diversidade taxonômica em resposta à distância do ecótono, dos centroides dos biomas e das variáveis climáticas. Nossos resultados indicam que temperatura e precipitação influenciam fortemente os três índices de diversidade, alinhando-se com padrões gerais de répteis tropicais. Observamos um declínio significativo na diversidade filogenética do norte para o sul, consistente com grandes padrões biogeográficos de dispersão. A diversidade funcional e taxonômica predominam nas comunidades ecotonais, com o filtro ambiental direcionando mudanças na composição das espécies entre florestas densas e ambientes de savana. A presença de distintos grupos funcionais ressalta o papel das pressões ecológicas na estruturação das comunidades. Ao integrar perspectivas filogenéticas, ecológicas e temporais, este estudo fornece informações sobre os mecanismos que regem a dinâmica das comunidades de serpentes em sistemas ecotonais. A identificação de espécies potencialmente novas e a alta complexidade ambiental da região enfatizam a necessidade de esforços de conservação para proteger ecossistemas de transição. Diante do desmatamento e das mudanças climáticas crescentes, compreender essas dinâmicas é crucial para mitigar a perda de biodiversidade e garantir a estabilidade a longo prazo das populações de serpentes na transição Cerrado-Amazônia.

Palavras-chave: Serpentes, ecótono, floresta, Brasil**.**

ABSTRACT

Understanding the factors that shape snake community structure and temporal dynamics is essential for biodiversity conservation, particularly in ecotonal regions facing rapid environmental change. This study examines the composition, diversity, and temporal stability of snake assemblages within the Cerrado-Amazonia transition zone, the largest forest-savannah transition globally and a highly threatened ecosystem in Brazil. Through extensive fieldwork and literature surveys, we documented 53 snake species across seven families, with Dipsadidae exhibiting the highest diversity and two potentially new taxa. The community composition reflects the region's environmental complexity, with species displaying diverse distribution patterns and habitat preferences. Temporal analyses reveal that species turnover is highest during wet and dry seasons, driven by seasonal shifts in species appearance and disappearance. We further assess how biogeography, habitat filtering, and trait convergence shape snake community assembly across ecological gradients. Using 67 community surveys, we examine the interplay between phylogenetic species variability, functional diversity, and taxonomic diversity in response to distance from the ecotone, biome centroids, and climatic variables. Our results indicate that temperature and precipitation strongly influence all three diversity indices, aligning with broader tropical squamate trends. We observe a significant decline in phylogenetic diversity from northern to southern regions, consistent with major biogeographic dispersal patterns. Functional and taxonomic diversity dominate local communities, with habitat filtering driving shifts in species composition from forest to savanna environments. The presence of distinct functional groups highlights the role of ecological pressures in shaping community structure. By integrating phylogenetic, ecological, and temporal perspectives, this study provides novel insights into the mechanisms governing snake community dynamics in ecotonal systems. Identifying potentially new species and the region's high environmental complexity emphasize the need for conservation efforts to protect transitional ecosystems. As deforestation and climate change intensify, understanding these dynamics is crucial for mitigating biodiversity loss and ensuring the long-term stability of snake populations in the Cerrado-Amazonia transition.

Keywords: Snakes, ecotone, forest, Brazil.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A chamada transição Cerrado-Amazônia (CAT) conecta os dois maiores biomas da América do Sul, o Cerrado e a Amazônia, formando um mosaico de habitats de savana e floresta (MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019; RATTER; RICHARDS; ARGENT; GIFFORD *et al.*, 1973). Devido ao alto nível de conversão de habitats naturais por atividades antrópicas, principalmente agricultura, pecuária, extração de madeira e queimadas, a CAT também é conhecida como o "Arco do Desmatamento" (FEARNSIDE, 2005; MATRICARDI; SKOLE; PEDLOWSKI; CHOMENTOWSKI, 2013; NOGUEIRA; NELSON; FEARNSIDE; FRANÇA *et al.*, 2008).Apesar dos estudos existentes, poucos padrões foram formalmente reconhecidos. As pesquisas mais detalhadas sobre essa região geográfica foram realizadas com dados coletados durante a expedição Xavantina-Cachimbo, no nordeste do estado de Mato Grosso, com a colaboração da The Royal Society/Royal Geographical Society do Reino Unido, a convite do governo brasileiro, entre 1967 e 1969. Esses estudos concentraram-se principalmente em botânica e ecologia (GOLDSMITH, 1974; RATTER; RICHARDS; ARGENT; GIFFORD *et al.*, 1973). Desde então, novas pesquisas foram realizadas, mas ainda com ênfase predominante na botânica (ACKERLY; THOMAS; FERREIRA; PIRANI, 1989; MARACAHIPES; LENZA; MARIMON; OLIVEIRA *et al.*, 2011; MARIMON; DE S. LIMA; DUARTE; CHIEREGATTO *et al.*, 2006; MARIMON; FELFILI; LIMA; DUARTE *et al.*, 2010).

No que se refere aos estudos faunísticos na transição Cerrado-Amazônia, SOMENZARI; SILVEIRA; PIACENTINI; REGO *et al.* (2011) amostrou a avifauna no sul do estado do Pará e registrou uma das maiores riquezas de espécies de aves já documentadas no Brasil. Da mesma forma, PINHEIRO e DORNAS (2009) estudou uma localidade no ecótono Cerrado-Amazônia, no estado do Tocantins, e encontrou uma mistura de espécies típicas da Amazônia e do Cerrado. Além disso, (PEREIRA; ROCHA; FERREIRA; FONSECA, 2013) analisou a estrutura de pequenos mamíferos não voadores em dois tipos de florestas de galeria nos estados do Pará e Tocantins, verificando maior riqueza de espécies em florestas não inundáveis em comparação com florestas inundáveis. No caso dos répteis, GAINSBURY e COLLI (2003) amostrou lagartos em enclaves naturais de Cerrado no sudoeste da Amazônia e observou menor riqueza de espécies nessas áreas em comparação com a Amazônia.

Apesar do conhecimento existente sobre a CAT, os padrões biogeográficos de distribuição ao longo dessa região ainda são pouco compreendidos. A maioria das linhagens bióticas permanece inexplorada, mesmo já estando ameaçada (MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019; MORANDI; MARIMON; MARIMON-JUNIOR; RATTER *et al.*, 2020). A composição e os padrões de distribuição das espécies de serpentes em zonas de transição savana-floresta ainda são pouco compreendidos, sendo que os poucos estudos disponíveis se concentram, em sua maioria, na África subsaariana. Essas pesquisas relatam que a degradação florestal facilita a invasão de espécies, frequentemente promovendo a substituição de espécies em savanas secundárias (AKANI; BARIEENEE; CAPIZZI; LUISELLI, 1999; BASTOS; ARAÚJO; SILVA, 2005; ENIANG; IJEOMAH, 2011; MENZIES, 1966); o domínio de espécies florestais, com pouca coocorrência de espécies típicas de savana (ENIANG; EBIN; LUISELLI, 2002); e a invasão de espécies florestais, presumivelmente impulsionada por demanda alimentar ou facilitada pelo transporte humano (ENIANG; IJEOMAH, 2011). Diferentemente do que se observa para mamíferos e aves, há pouca atenção para a diversidade ou endemismo de serpentes nos ecótonos savana-floresta africanos (BROOKS; BALMFORD; BURGESS; FJELDSÅ *et al.*, 2001), embora também tenha sido demonstrada uma alta riqueza de espécies (ENIANG; LUISELLI, 2002). Na transição Cerrado-Amazônia, os poucos estudos disponíveis sobre assembleias locais de serpentes registraram predominância de espécies amazônicas (CARVALHO, 2006) ou um número equilibrado de espécies do Cerrado e da Amazônia (PINHEIRO; ABE; BITAR; ALBARELLI *et al.*, 2015). A composição e distribuição das espécies de serpentes em zonas de transição savana-floresta têm sido explicadas principalmente pelas preferências de habitat específicas de cada espécie, determinando a penetração de espécies de savana em florestas degradadas. No entanto, em cenários de aumento da precipitação devido às mudanças climáticas, a invasão de espécies florestais pode ser reduzida (FREEDMAN; BUERMANN; LEBRETON; CHIRIO *et al.*, 2009).

2. CAPÍTULO 1

COMPOSIÇÃO E DINÂMICA TEMPORAL DE UMA COMUNIDADE DE SERPENTES NA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA

ARTHUR DE SENA, GUARINO R. COLLI

SUBMETIDO PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO PEERJ

RESUMO

Compreender os fatores que moldam a dinâmica temporal das comunidades ecológicas é fundamental para a conservação da biodiversidade no Antropoceno. Neste estudo, descrevemos a composição de espécies de uma comunidade de serpentes na transição Cerrado-Amazônia, a maior zona de transição floresta-savana do mundo e um ecossistema altamente ameaçado no Brasil. Além disso, analisamos a estrutura da comunidade ao longo do tempo por meio de índices de diversidade temporal. A comunidade apresenta uma mistura equilibrada de espécies florestais e savânicas, com a família Dipsadidae exibindo a maior diversidade, incluindo dois táxons potencialmente novos. Nossa pesquisa, baseada em intenso trabalho de campo e registros da literatura, documentou 53 espécies distribuídas em sete famílias. Essa abordagem abrangente forneceu um panorama detalhado da diversidade de serpentes nesta zona de transição única. O estudo corrobora observações anteriores de que a riqueza de serpentes é maior durante as estações chuvosas e revela que a comunidade apresenta uma dinâmica temporal complexa associada às mudanças sazonais. A comunidade de serpentes esteve ativa ao longo de todas as estações, com maior rotatividade de espécies durante os períodos chuvoso e seco, caracterizados por um alto aparecimento de espécies na estação chuvosa e uma alta taxa de desaparecimento na estação seca. A comunidade apresenta covariância positiva entre as espécies. No entanto, o desmatamento contínuo na região pode impactar a abundância das espécies. Essas características podem ser atribuídas às pressões ecológicas e adaptações únicas da zona de transição. A presença de espécies com padrões distintos de distribuição e preferências de habitat destaca a complexidade ambiental e biogeográfica da região, indicando que a transição Cerrado-Amazônia funciona como um habitat crítico para uma ampla diversidade de serpentes. A identificação de duas possíveis novas espécies reforça a necessidade urgente de pesquisas adicionais sobre os efeitos das mudanças ambientais nas populações locais de serpentes e na biodiversidade. Esses achados contribuem para o conhecimento sobre a diversidade herpetofaunística do Brasil e ressaltam a importância da proteção dos ecossistemas de transição. À medida que essas áreas enfrentam ameaças crescentes devido às atividades humanas, compreender sua dinâmica ecológica torna-se essencial para o desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação. Este estudo serve

como um chamado à ação para a preservação da biodiversidade única da zona de transição Cerrado-Amazônia e para a mitigação dos impactos adversos das mudanças antrópicas.

Palavras-chave: mudanças globais, Netropical, répteis

ABSTRACT

Understanding the factors shaping the temporal dynamics of ecological communities is crucial for biodiversity conservation in the Anthropocene. In this study, we describe the species composition of a snake community within the Cerrado-Amazonia transition, the largest forest-savannah transition zone globally, and a highly threatened ecosystem in Brazil. Also, we analyzed the community structure over time using temporal diversity indices. The community has a balanced mix of forest and savannah species, with the Dipsadidae family exhibiting the highest diversity, including two potentially new taxa. Our research, conducted through extensive fieldwork and literature records, documented 53 species across seven families. This comprehensive approach provided a detailed picture of the snake diversity in this unique transitional zone. The study corroborates previous observations that snake richness is high during wet seasons and shows that the community has complex temporal dynamics tied to seasonal shifts. The snake assemblage exhibited activity throughout all seasons with species turnover higher during the wet and dry seasons marked by a high appearance for wet periods and a high disappearance of species during the dry season. The community exhibits positive covariance among species, with each species fluctuating independently over time. However, ongoing deforestation in the region may impact species abundance. These characteristics might be attributed to the transition zone's unique ecological pressures and adaptations. The presence of species with diverse distribution patterns and habitat preferences underscores the environmental and biogeographic complexity of the region, indicating that the Cerrado-Amazonia transition serves as a critical habitat for a wide range of snake species. Identifying two potential new species emphasizes the urgent need for further research on the effects of environmental changes on local snake populations and biodiversity. These findings add to Brazil's knowledge of herpetofauna diversity and highlight the importance of protecting transitional ecosystems. As these areas face increasing threats from human activities, understanding their ecological dynamics becomes essential for developing effective conservation strategies. This study serves as a call to action for preserving the unique biodiversity of the

Cerrado-Amazonia transition zone and mitigating the adverse impacts of anthropogenic changes.

Keywords: global change, Neotropics, reptile

2.1. INTRODUÇÃO

A dinâmica temporal das comunidades — mudanças na composição e abundância das espécies ao longo do tempo — é fundamental para compreender os mecanismos de estabilidade das comunidades (HALLETT; HSU; CLELAND; COLLINS *et al.*, 2014). Os principais padrões nessa dinâmica incluem variações sazonais, mudanças sucessórias após distúrbios ou alterações ambientais, e mudanças de longo prazo devido às mudanças climáticas e à alteração de habitats. Essas mudanças temporais refletem a capacidade da comunidade de responder às mudanças ambientais e perturbações; portanto, são essenciais para entender a resiliência ecológica, a manutenção da biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas (PAINE; DEASEY; DUTHIE, 2018). Além disso, esses padrões revelam as estratégias adaptativas das espécies para sobreviver e prosperar sob condições variadas. Em última análise, a seleção, a especiação, a deriva e a dispersão determinam os padrões de riqueza e composição das espécies nas comunidades locais (VELLEND, 2010). A seleção reflete o resultado determinístico das interações locais entre as espécies e o ambiente; a especiação, a influência de processos que operam em escalas mais amplas e que afetam o conjunto regional de espécies; a deriva, o papel dos processos estocásticos ou neutros; e a dispersão, o fluxo de indivíduos e espécies entre as comunidades locais (HUBBELL, 1997; RICKLEFS, 1987; WILSON, 1992). Desvendar os processos ecológicos e evolutivos que moldam a dinâmica das comunidades é crucial para a gestão da biodiversidade e a conservação na era do Antropoceno (GOTELLI; SHIMADZU; DORNELAS; MCGILL *et al.*, 2017; MAGURRAN; DEACON; MOYES; SHIMADZU *et al.*, 2018).

A diversidade alfa (α) desempenha papél crucial na compreensão de como a biodiversidade em diferentes escalas contribui para a estabilidade das comunidades ao longo de gradientes temporais devido a fatores ecológicos e antropogênicos (HALLETT; HSU; CLELAND; COLLINS *et al.*, 2014; MAGURRAN; HENDERSON, 2018). A diversidade alfa, medida como a riqueza de espécies dentro de cada local, contribui para a estabilidade através do efeito portfólio, onde mais espécies amortecem a comunidade contra flutuações ambientais (TILMAN; REICH; KNOPS, 2006). Essa abordagem fornece uma visão

abrangente de como a riqueza de espécies locais interage para aumentar a estabilidade das comunidades ecológicas sob condições ambientais variáveis (ALVARENGA; VIEIRA; GODINHO; CAMPELO *et al.*, 2017; GUERIN; BIFFIN; LOWE, 2013).

Em regiões de transição entre ecossistemas, filtros ambientais podem afetar a diversidade α, sendo maior ou menor dependendo do grupo biológico e dos processos ecológicos envolvidos na seleção das espécies (VAN DER MAAREL, 1990). Filtros ambientais facilitam a coexistência simultânea de espécies com características compatíveis, originadas de uma linhagem comum ou de convergência, enquanto a competição atua de forma contrária, restringindo a coabitação de espécies semelhantes (GAO; REITZ, 2017). Isso ocorre porque espécies estreitamente relacionadas geralmente exibem maior similaridade, levando ao agrupamento filogenético através de filtros ambientais, enquanto a competição tende a induzir a superdispersão filogenética (WEBB; ACKERLY; MCPEEK; DONOGHUE, 2002). Além disso, a composição da comunidade ao longo do tempo pode ser influenciada por sistemas predador-presa, já que a predação é um dos agentes mais poderosos de seleção natural que pode ocorrer devido ao feedback ecológico e evolutivo no espaço-tempo, influenciado pela mobilidade das espécies, alcance perceptual do predador para encontrar a presa e processos oportunistas ocorrendo sob a ocorrência espaço-temporal entre predador e presa (COLOMBO; MARTÍNEZ-GARCÍA; LÓPEZ; HERNÁNDEZ-GARCÍA, 2019).

As serpentes são predadores poderosos em seu habitat e podem ser consideradas bons modelos para estudos ecológicos devido à sua alta complexidade de interação com o ambiente, uma vez é que a diversificação na dieta é considerada o principal fator para a manutenção da diversidade de espécies e da estrutura da comunidade (TITLE; SINGHAL; GRUNDLER; COSTA *et al.*, 2024). Enquanto algumas espécies são sedentárias, predadores de emboscada, capturando lagartos, roedores e anfíbios (SAZIMA, 1992; TURCI; ALBUQUERQUE; BERNARDE; MIRANDA, 2009), outras são ágeis e especializadas em hábitos arbóreos, com corpo menos robusto e cauda mais alongada, e podem caçar ativamente pássaros, morcegos e rãs (SAZIMA; MARQUES, 2007). Devido à sua baixa abundância, hábitos crípticos, dieta e atividade reprodutiva diretamente influenciados pelos recursos disponíveis no ecossistema ao longo do tempo, projetos envolvendo a dinâmica das comunidades de serpentes *in situ* são escassos quando comparados a outros grupos animais, exigindo um estudo contínuo seguindo a mesma escala temporal (STEEN, 2010; VITT; VANGILDER, 1983).

Na América do Sul, estudos com comunidades de serpentes revelaram que a abundância e a riqueza estão relacionadas à sazonalidade, sendo menores nos meses mais secos (DUELLMAN, 1978; FRANÇA; BRAZ, 2013; STRÜSSMANN; SAZIMA, 1993). Em relação à dinâmica espaço-temporal, a estrutura da comunidade de serpentes está fortemente correlacionada com fatores ambientais (DE FRAGA; FERRÃO; STOW; MAGNUSSON *et al.*, 2018; PIATTI; ROSAUER; DE C. NOGUEIRA; STRUSSMANN *et al.*, 2019). Na Amazônia brasileira, as comunidades de serpentes são altamente heterogêneas na composição de espécies, com alta rotatividade explicada pela diversidade beta e poucas espécies compartilhadas entre as comunidades locais (FRAZÃO; OLIVEIRA; MENIN; CAMPOS *et al.*, 2020). No Pantanal, a composição da comunidade de serpentes é mais influenciada pelos pulsos de inundação do que pela diversidade beta, que é mais influenciada pela cobertura florestal (PIATTI; ROSAUER; DE C. NOGUEIRA; STRUSSMANN *et al.*, 2019)(Piatti et al. 2019). Na Floresta Atlântica, o tempo de atividade das serpentes é positivamente influenciado pela temperatura diurna e umidade relativa durante a estação chuvosa, provavelmente devido às interações com variáveis bióticas e abióticas (por exemplo, disponibilidade de presas e latitude) (JESUS; GUEDES; MOURA; FEIO *et al.*, 2023).

Aqui, examinamos os fatores que afetam a dinâmica temporal de uma comunidade de serpentes próxima à transição Cerrado-Amazônia, considerando a composição de espécies e a substituição sazonal. O bioma Cerrado possui duas estações bem definidas: uma estação seca de maio a setembro e uma estação chuvosa de outubro a março (NIMER, 1989). Na estação chuvosa, há um aumento significativo na riqueza e abundância de anuros (ODA; BASTOS; SÁ LIMA, 2009) e lagartos (GODINHO, 2019), que fazem parte da dieta de muitas serpentes e podem atuar como um filtro ambiental para a ocorrência e substituição de espécies ao longo do tempo. Hipotetizamos que mecanismos bióticos contribuem para a estabilidade da comunidade, sendo a importância relativa desses mecanismos variável de acordo com os padrões sazonais. Por exemplo, a covariância negativa entre espécies pode aumentar a estabilidade ao promover compensações entre espécies que respondem de forma diferente às condições ambientais (IVES; GROSS; KLUG, 1999; LOREAU; DE MAZANCOURT, 2013). Nesse contexto, dinâmicas compensatórias podem ser fundamentais em locais com precipitação altamente variável (DE MAZANCOURT; ISBELL; LAROCQUE; BERENDSE *et al.*, 2013; YACHI; LOREAU, 1999). Por outro lado, a riqueza de espécies pode levar a um "efeito portfólio", distribuindo uma propriedade da comunidade entre um maior número de espécies, reduzindo assim a flutuação relativa da

comunidade em comparação às flutuações das suas espécies, contribuindo para a estabilidade da comunidade (HALLETT; HSU; CLELAND; COLLINS *et al.*, 2014; LEHMAN; TILMAN, 2000; TILMAN; LEHMAN; BRISTOW, 1998). Portanto, nossos objetivos são: (1) descrever a composição de espécies de serpentes em uma localidade no ecótono Cerrado-Amazônia; (2) testar a hipótese de que a substituição de espécies é maior durante a estação chuvosa em comparação à estação seca, provavelmente devido ao aumento da disponibilidade de recursos (e.g., presas); e (3) avaliar a estabilidade da comunidade ao longo do tempo.

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 ÁREA DE ESTUDO

A transição Cerrado-Amazônia (TCA) conecta os dois maiores biomas da América do Sul (Cerrado e Amazônia), sendo ocupada por um mosaico complexo de savanas e florestas (MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019; RATTER; RICHARDS; ARGENT; GIFFORD *et al.*, 1973) e oferece a oportunidade de investigar o papel da diversidade α e β no padrão espaço-temporal das comunidades de espécies. Devido ao alto grau de conversão de áreas naturais por ações antrópicas (principalmente agricultura, pecuária, extração de madeira e regimes de fogo), a TCA também é conhecida como o "Arco do Desmatamento Brasileiro" (FEARNSIDE, 2017; MATRICARDI; SKOLE; PEDLOWSKI; CHOMENTOWSKI, 2013; NOGUEIRA; NELSON; FEARNSIDE; FRANÇA *et al.*, 2008). Portanto, a TCA merece atenção especial no sentido de entender como as comunidades ecológicas são estruturadas devido à instabilidade ecológica resultante do contato entre dois ou mais ecossistemas (VAN DER MAAREL, 1990) e os distúrbios antrópicos na paisagem.

O estudo foi realizado no Parque Municipal Mário Viana (14°42’24” S, 52°21’9” W), no município de Nova Xavantina, estado de Mato Grosso, na porção ocidental do bioma Cerrado, próximo ao seu contato com a Floresta Amazônica (Figura 1). A vegetação encontrada no parque é Cerrado *sensu stricto* com trechos de Cerradão, Cerrado rupestre e Floresta de Galeria. O clima local é marcadamente sazonal, com uma estação seca (maio a setembro) e uma estação chuvosa (outubro a abril) (NIMER, 1989). A elevação é de 340 m acima do nível do mar, a precipitação anual varia entre 1300 mm e 1500 mm, e a temperatura média anual do ar é de 24°C (Morandi et al. 2020). Para uma descrição detalhada do local de estudo, ver ALVARENGA; VIEIRA; GODINHO; CAMPELO *et al.* (2017).

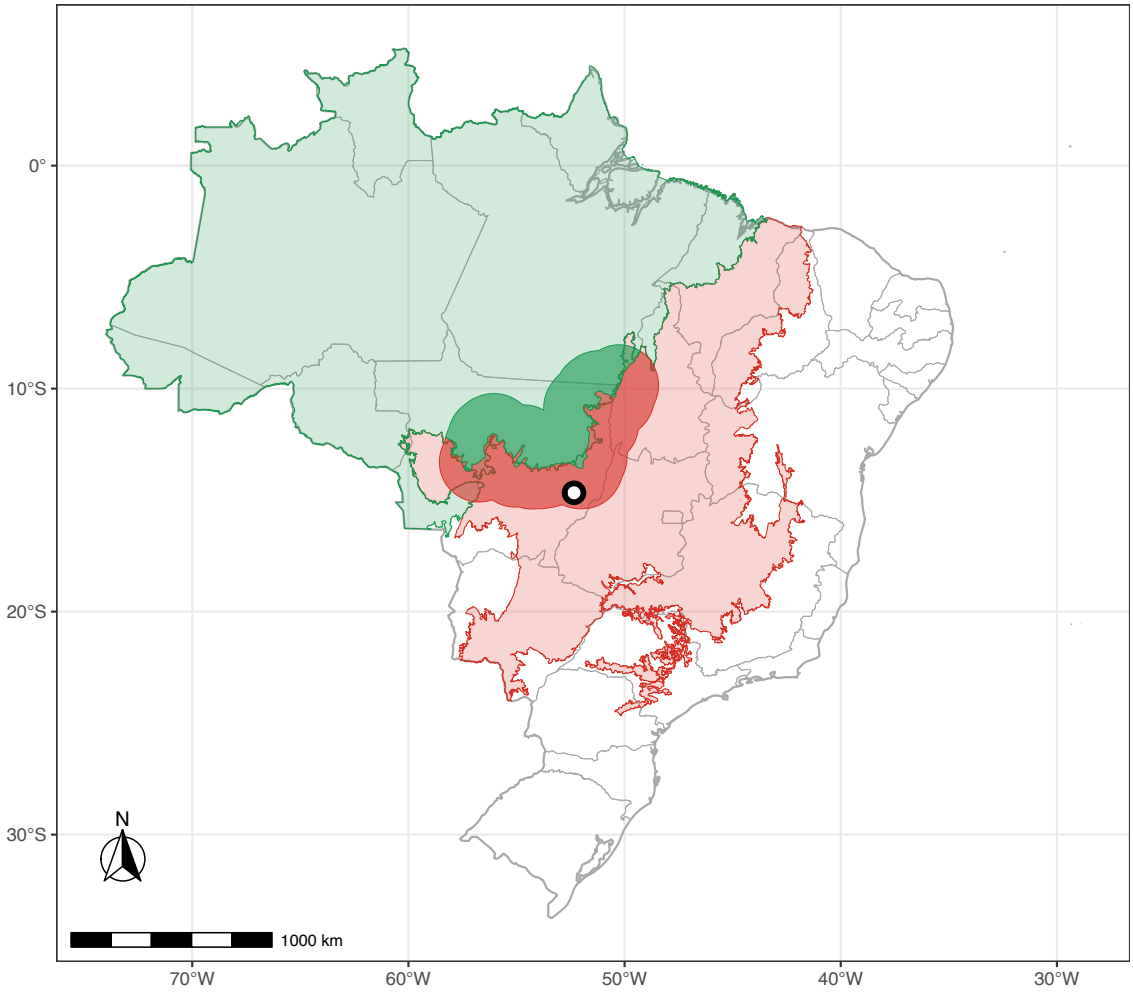


Figura 1. Localização de Nova Xavantina - MT em relação à região de transição Cerrado-Amazônia.

2.2.2 COLETA DE DADOS

A amostragem ocorreu entre maio de 2018 e dezembro de 2022, exceto em outubro de 2020 devido à pandemia de COVID-19, ao longo de um gradiente de "cerradão" para "cerrado sensu stricto". Para capturar serpentes, utilizamos 25 armadilhas de queda, consistindo em três baldes plásticos de 35 L enterrados no solo e dispostos em forma de Y, com um balde central conectado a três baldes periféricos por uma cerca-guia de placa galvanizada. As armadilhas foram abertas por uma semana em cada mês ao longo de um ano, todos os anos. Além disso, realizamos uma busca ativa no campo procurando por serpentes durante a semana de abertura das armadilhas. Os registros foram categorizados em (1) busca ativa, (2) espécimes atropelados, e (3) avistamentos por terceiros, sendo os dois últimos incluídos registros dentro do parque e nas proximidades do município de Nova Xavantina. Encontros por terceiros e espécimes atropelados fora da semana de abertura das armadilhas também foram contabilizados. Os animais encontrados foram fotografados, identificados e, quando necessário, fixados em formol a 10% e posteriormente armazenados em álcool a 70%. Nesses casos, coletamos tecidos, armazenando-os em criotubos com álcool a 99%, e depositamos na Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB).

Utilizamos o atlas das serpentes brasileiras para complementar a lista de espécies e registrar suas distribuições nas ecorregiões da América do Sul (NOGUEIRA; ARGÔLO; ARZAMENDIA; AZEVEDO *et al.*, 2019). Em seguida, classificamos as distribuições das espécies seguindo VALDUJO; SILVANO; COLLI e MARTINS (2012): (1) endêmica da Amazônia, ou seja, espécies restritas à Amazônia ou ocorrendo em áreas marginais de ecorregiões vizinhas; (2) endêmica do Cerrado, ou seja, restritas ao Cerrado (mesma abordagem); (3) amplamente distribuída, ou seja, ocorrendo em mais de duas ecorregiões; (4) Amazônia-Cerrado, ou seja, amplamente distribuída na Amazônia e no Cerrado; (5) Amazônia-Floresta Atlântica, ou seja, amplamente distribuída na Amazônia e na Floresta Atlântica; (6) Caatinga-Cerrado, ou seja, amplamente distribuída no Cerrado e na Caatinga; e (7) Cerrado-Floresta Atlântica, ou seja, amplamente distribuída no Cerrado e na Floresta Atlântica.

2.2.3 ANÁLISE DE DADOS

Avaliamos o esforço amostral utilizando o pacote iNEXT (HSIEH; MA; CHAO, 2020). Este pacote estima a biodiversidade com base em um tamanho de amostra especificado e calcula estimativas de diversidade de diferentes ordens q, cobertura amostral

e estatísticas relacionadas. A ordem q determina a sensibilidade da medida de diversidade à abundância das espécies, sendo q = 0 focado na riqueza de espécies. Para o conjunto de dados com um tamanho total de amostra de 34 espécies, o ponto final padrão para os cálculos é 68 (duas vezes o tamanho da amostra). A função fornece estimativas de diversidade que mostram como a riqueza de espécies e a diversidade mudam com o aumento do tamanho da amostra. Esse processo gera curvas de rarefação, permitindo compreender a relação entre o esforço amostral e a biodiversidade e prever a diversidade para tamanhos de amostra maiores (CHAO; GOTELLI; HSIEH; SANDER *et al.*, 2014). Para elaborar o mapa, utilizamos o pacote MAPTOOLS (BIVAND; LEWIN-KOH, 2011; YU, 2024) e geramos gráficos com o GGPLOT2 (WICKHAM, 2016).

Analisamos o histórico de captura de cada espécie de serpente utilizando o pacote CODYN (HALLETT; JONES; MACDONALD; JONES *et al.*, 2016) para avaliar os efeitos temporais na substituição de espécies e nas métricas de estabilidade da comunidade. Em nossa análise temporal, o histórico de captura de cada espécie de serpente foi representado como uma variável binária (1-0), indicando presença ou ausência ao longo das estações. Agrupamos as capturas de acordo com as estações porque os dados mensais eram muito esparsos. Calculamos a substituição total como o número de espécies ganhas e perdidas, dividido pelo número de espécies observadas em ambos os pontos no tempo. Além disso, avaliamos as mudanças na composição de espécies calculando a proporção de espécies que aparecem ou desaparecem entre estações. Em seguida, calculamos a sincronização e a covariância das espécies. A sincronização foi determinada comparando a variância da comunidade agregada com a variância de seus componentes e analisando a correlação média de cada espécie com a comunidade geral. Os valores variam de -1, indicando espécies ou processos com dinâmicas compensatórias (i.e., perfeita assincronia), a 1, indicando espécies que respondem de forma semelhante às mudanças ambientais (i.e., sincronia ideal), com 0 representando espécies ou processos completamente não relacionados (GROSS; CARDINALE; FOX; GONZALEZ *et al.*, 2014; LOREAU; DE MAZANCOURT, 2008). Para detectar dinâmicas compensatórias, avaliamos a covariância das espécies como a soma de todas as espécies mais todas as covariâncias entre pares de espécies (HOULAHAN; CURRIE; COTTENIE; CUMMING *et al.*, 2007; SCHLUTER, 1984). Também calculamos a taxa de mudança na composição da comunidade utilizando distâncias Euclidianas ao longo de toda a série temporal para avaliar a direção das mudanças composicionais dentro da comunidade (COLLINS; MICHELI; HARTT, 2000). Por fim, calculamos a mudança média de posição (MRS, do inglês *mean rank shift*) para indicar o grau de reordenamento das

espécies entre as estações amostradas (COLLINS; SUDING; CLELAND; BATTY *et al.*, 2008; HALLETT; JONES; MACDONALD; JONES *et al.*, 2016) e produzimos uma distribuição de abundância de espécies em gráficos de relógio de posição (*rank clock plots*) para visualizar a abundância das espécies ao longo de toda a série temporal. Realizamos todas as análises na plataforma R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2021).

2.3. RESULTADOS

Encontramos 146 serpentes durante o levantamento presencial. No total, 53 espécies e 7 famílias foram registradas na comunidade de serpentes do município de Nova Xavantina (Tabela 1). A curva de acumulação mostrou uma tendência para a estabilização e poucas espécies seriam adicionadas com aumento do esforço amostral (Figura 2). Dipsadidae foi a família com a maior riqueza (30 espécies), seguida por Colubridae (11), Boidae (4), Viperidae (3), Elapidae (2), Leptotyphlopidae (2) e Aniliidae (1). As espécies mais abundantes foram *Sibynomorphus mikanii* (Schlegel, 1837) e *Pseudoboa nigra* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854). As espécies com apenas um indivíduo registrado foram *Apostolepis* sp., *Corallus hortulanus* (Linnaeus, 1758), *Drymarchon corais* (Boie, 1827), *Epictia clinorostris* Arredondo & Zaher, 2010, *Erythrolamprus reginae* (Linnaeus, 1758), *Leptophis ahaetulla* (Linnaeus, 1758), *Micrurus frontalis* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) e *Thamnodynastes hypoconia* (Cope, 1860). Observamos um número equilibrado de espécies endêmicas do Cerrado e da Amazônia (Tabela 2). As categorias de distribuição menos representativas foram aquelas com espécies compartilhadas entre Caatinga-Cerrado e Cerrado-Floresta Atlântica, e a maioria das espécies encontradas tem ocorrência em mais de duas ecorregiões (ou seja, amplamente distribuídas).

Táxon	N	Hábito	Habitat	Atividade	Referência
ANILIIDAE					
Anilius scytale (Linnaeus, 1758)	-	C, F	F	N	Presente estudo
LEPTOTYPHLOPIDAE					
Epictia clinorostris Arredondo & Zaher, 2010	1	F	CE, AN	N	Presente estudo*
Trilepida fuliginosa (Passos, Caramaschi & Pinto, 2006)	-	F	CE	N	*
BOIDAE					
Boa constrictor Linnaeus, 1758	8	SA, T	CE, FL, AN	D, N	Presente estudo
Corallus hortulanus (Linnaeus, 1758)	1	A	AN, FO	D, N	Presente estudo
Epicrates crassus Cope, 1862	5	T	CE, AN	D, N	Presente estudo*
Eunectes murinus (Linnaeus, 1758)	-	AQ	FO, CE, aq	D, N	Presente estudo
COLUBRIDAE					
Chironius exoletus (Linnaeus, 1758)	-	A, SA	FL	D	Presente estudo
Chironius flavolineatus (Boettger, 1885)	9	A, SA	CE, FL	D	Presente estudo*
Drymarchon corais (Boie, 1827)	1	SA, T	AN, CE, FL	D	Presente estudo
Leptophis ahaetulla (Linnaeus, 1758)	1	A	AN, FL	D	Presente estudo
Mastigodryas bifossatus (Raddi, 1820)	3	T	CE, FL	D	Presente estudo*
Mastigodryas boddaerti (Sentzen, 1796)	2	SA, T	FL	D	Presente estudo
Oxybelis aeneus (Wagler, 1824)	-	A, SAB	CE	D	*
Oxybelis fulgidus (Daudin, 1803)	-	A, SAB	FL	D	**

Táxon	N	Hábito	Habitat	Atividade	Referência
Spilotes pullatus (Linnaeus, 1758)	3	A, SA	CE, FL	D	Presente estudo
Spilotes sulphureus (Wagler, 1824)	-	A, SAB	FL	D	*
Tantilla melanocephala (Linnaeus, 1758)	3	C, F	CE, FL	N	Presente estudo
DIPSADIDAE					
Apostolepis ammodites Ferrarezzi, Barbo & Albuquerque, 2005	4	F	AN, CE	D, N	Presente estudo
Apostolepis sp.	1	F	CE	D, N	Presente estudo
Boiruna maculata (Boulenger, 1896)	-	T	CE	N	*
Erythrolamprus almadensis (Wagler, 1824)	4	T	CE	D	Presente estudo
Erythrolamprus poecilogyrus (Wied, 1825)	10	T	CE, FL	D, N	Presente estudo*
Erythrolamprus reginae (Linnaeus, 1758)	1	T	FL	D, N	Presente estudo*
Erythrolamprus typhlus (Linnaeus, 1758)	1	T	FL	D, N	Presente estudo
Helicops angulatus (Linnaeus, 1758)	-	AQ	FL, aq	N	*
Helicops polylepis Günther, 1861	-	AQ	FL, aq	N	*
Hydrodynastes bicinctus (Herrmann, 1804)	2	AQ	FL, aq	D	Presente estudo
Hydrops triangularis (Wagler, 1824)	-	AQ	FL, aq	D, N	Presente estudo
Imantodes cenchoa (Linnaeus, 1758)	-	A, SA	FL	N	*
Leptodeira annulata (Linnaeus, 1758)	5	A, SA	CE, FO, AN	D, N	Presente estudo
Lygophis paucidens Hoge, 1953	2	T	AN, CE	D	Presente estudo
Oxyrhopus guibei Hoge & Romano, 1977	8	T, SA	CE, FO	N	Presente estudo*
Oxyrhopus rhombifer Duméril, Bibron & Duméril, 1854	5	T	AN, CE, FO	N	Presente estudo*

Táxon	N	Hábito	Habitat	Atividade	Referência
Oxyrhopus trigeminus Duméril, Bibron & Duméril, 1854	3	T	CE	N	Presente estudo*
Phalotris nasutus (Gomes, 1915)	-	F	FL, CE	N	Presente estudo*
Philodryas nattereri Steindachner, 1870	9	T	AN, CE	D	Presente estudo*
Philodryas olfersii (Lichtenstein, 1823)	5	T, SA	AN, CE, FO	D	Presente estudo*
Philodryas psammophidea Günther, 1872	-	T	CE	D	*
Philodryas viridissima (Linnaeus, 1758)	-	A, SA	FL	D	*
Phimophis guerini (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)	2	C, T	AN, CE	N	Presente estudo
Pseudoboa nigra (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)	12	T	AN, CE	N	Presente estudo*
Psomophis joberti (Sauvage, 1884)	4	T	AN, CE	D	Presente estudo*
Sibynomorphus mikanii (Schlegel, 1837)	13	T	AN, CE, FO	N	Presente estudo
Taeniophallus occipitalis (Jan, 1863)	5	T	AN, CE, FO	D	Presente estudo
Thamnodynastes hypoconia (Cope, 1860)	1	T	CE	N	Presente estudo
Xenodon merremii (Wagler, 1824)	4	T	AN, CE, FO	D	Presente estudo*
Xenodon rabdocephalus (Wied, 1824)	-	T	FL	D	*
VIPERIDAE					
Bothrops moojeni Hoge, 1966	2	T	AN, CE, FO	D, N	Presente estudo*
Bothrops neuwiedi Wagler, 1824	-	T	CE	D, N	Presente estudo*
Crotalus durissus Linnaeus, 1758	5	T	AN, CE, FO	D, N	Presente estudo*
ELAPIDAE					
Micrurus frontalis (Duméril, Bibron & Duméril, 1854)	1	C	CE, FO	D, N	Presente estudo

Táxon	N	Hábito	Habitat	Atividade	Referência
Micrurus surinamensis (Cuvier, 1816)	-	AQ	FL, aq	N	*

Tabela 1. Serpentes registradas durante o estudo. N = número de indivíduos encontrados. Hábito: A = Arborícola, C = Criptozóico, F = Fossorial, SA = Semi-arborícola, SAQ = Semi-aquático e T = Terrícola. Habitat: AQ = Aquático, AN = Antropizado, CE = Cerrado, FO = Floresta. Atividade: D = Diurno e N = Noturno. * = NOGUEIRA; ARGÔLO; ARZAMENDIA; AZEVEDO *et al.* (2019); ** SENA; CORRÊA e QUINTELA (2022)

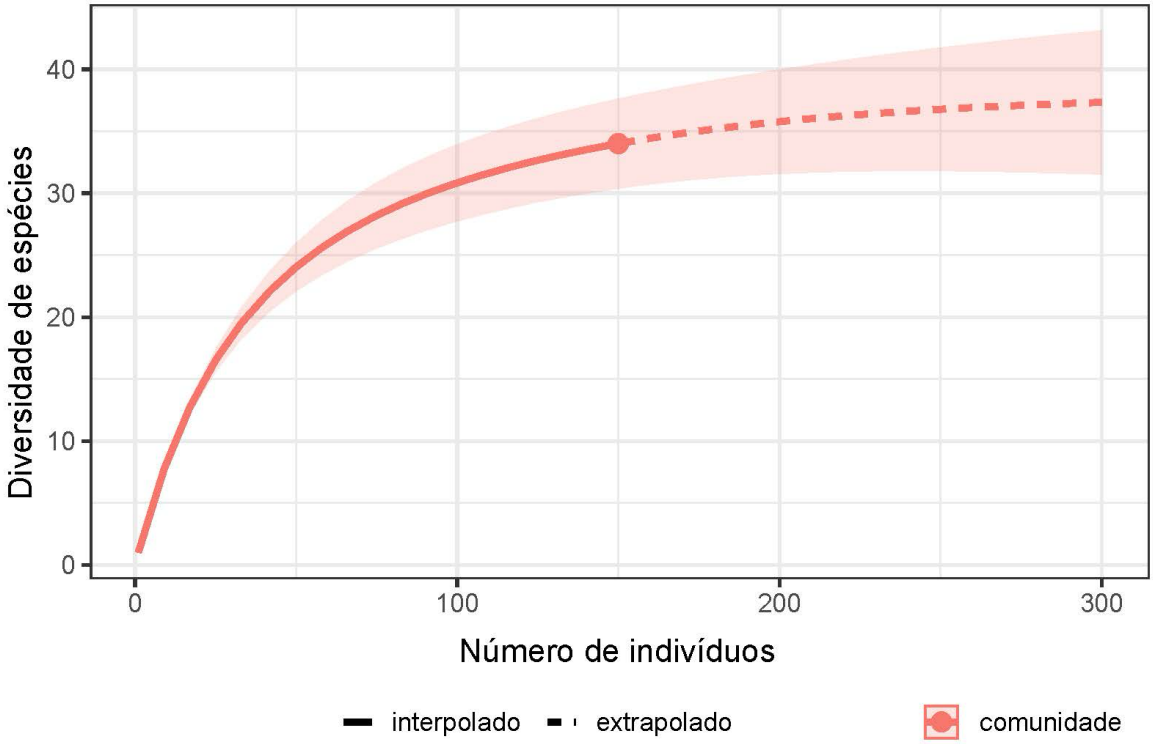


Figura 2. Curva de rarefação/extrapolação baseada no tamanho amostral, mostrando a acumulação de espécies de serpentes capturadas ao longo de 27 meses em Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. A linha sólida representa a diversidade observada, enquanto as linhas tracejadas representam a diversidade extrapolada, com intervalos de confiança de 0,95 indicados pela área sombreada.

Distribuição	N
Amplamente distribuído	37
Endêmica do Cerrado	6
Endêmica da Amazônia	4
Amazônia-Cerrado	2
Amazônia-Floresta Atlântica	2
Caatinga-Cerrado	1
Cerrado-Floresta Atlântica	1

Tabela 2. Padrão de distribuição das espécies de Nova Xavantina – MT.

A análise da substituição de espécies ao longo das estações revelou uma variabilidade significativa na riqueza da comunidade de serpentes ao longo do tempo (Figura 3A-B; Tabela 3). As maiores taxas de substituição ocorreram durante a estação seca de 2019 (94,4%) e a estação chuvosa de 2019-2020 (91,3%), impulsionadas principalmente pelo desaparecimento e aparecimento substanciais de espécies. Esses períodos indicam mudanças significativas na estrutura da comunidade, provavelmente em resposta às condições extremas da estação seca e às condições favoráveis da estação chuvosa. Em contraste, a estação seca de 2020 apresentou uma taxa de substituição menor (50%), sugerindo relativa estabilidade, com ganhos e perdas de espécies mais equilibrados. Taxas moderadas de substituição nas estações chuvosas de 2018-2019 (76,2%) e 2020-2021 (66,6%) refletem períodos em que a comunidade passou por mudanças perceptíveis, mas menos drásticas, sendo esta última caracterizada por uma perda significativa de espécies que não foi totalmente compensada pelo aparecimento de novas espécies. No entanto, essa estação não foi totalmente amostrada devido à pandemia de COVID-19. As métricas de estabilidade revelaram que a comunidade é estável ao longo do tempo (>1) e exibiu covariância positiva entre as espécies ao longo do tempo, sem evidências de sincronia (ou seja, as espécies flutuaram independentemente) (Tabela 4). A mudança média de posição no ranking mostrou que a comunidade convergiu durante a estação seca de 2019 e começou a divergir entre essa estação e a estação chuvosa subsequente, atingindo seu pico de divergência na estação seca de 2020 (Figura 3C; Tabela 5). Além disso, a taxa de variação na composição das espécies ao longo da série temporal não foi significativamente diferente de zero (-0,07) (Figura 3D), sugerindo flutuação ou variação estocástica ao longo do tempo. Por fim, o gráfico RAD mostrou o padrão comum para comunidades biológicas, em que a abundância das espécies diminui conforme a riqueza de espécies aumenta, destacando também a presença de três espécies dominantes com dinâmicas complexas ao longo das estações (Figura 4).

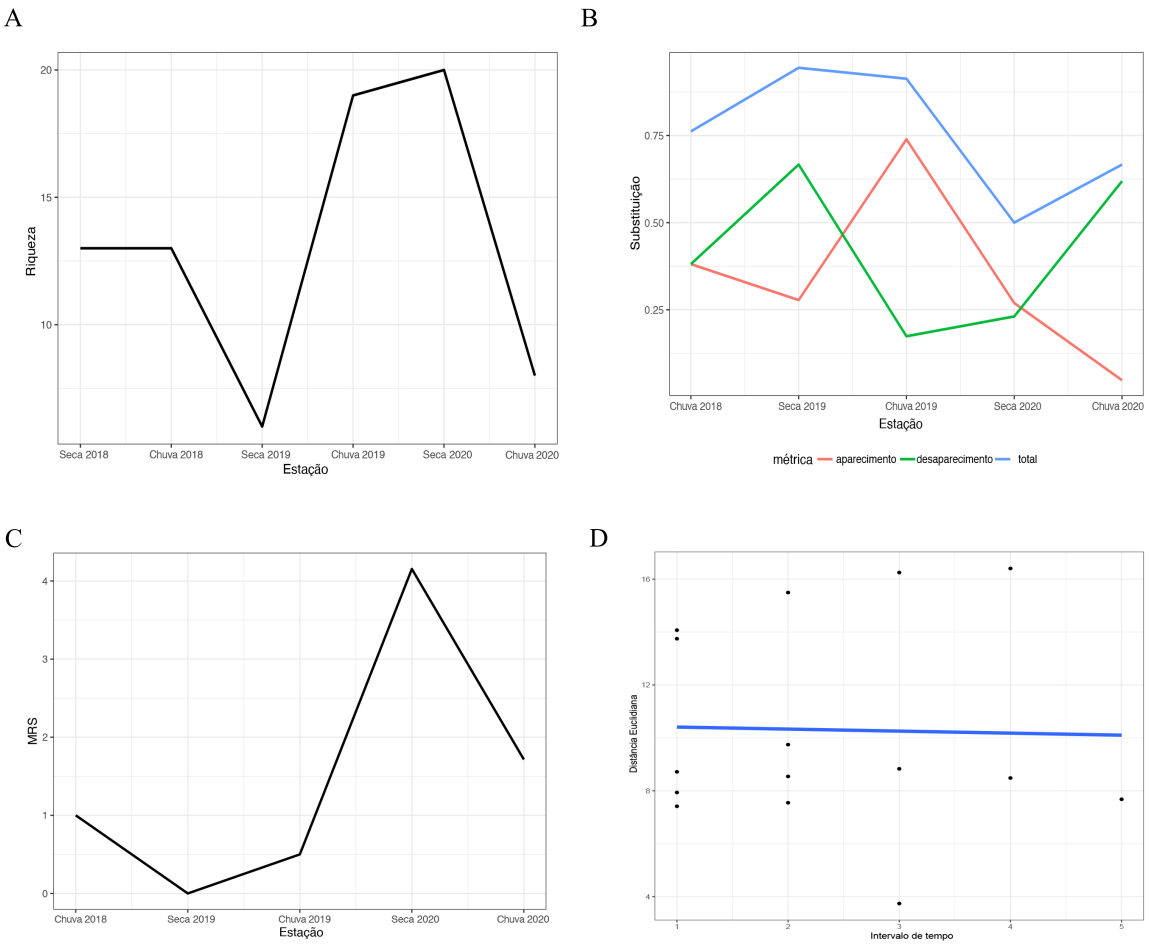


Figura 3. Dinâmica temporal da comunidade de serpentes. A) Variação da riqueza de espécies entre as estações. B) Substituição entre as estações. Linha azul: substituição total observado; Linha verde: taxa de desaparecimento de espécies; Linha vermelha: taxa de aparecimento de espécies. C) Reordenamento das espécies entre as estações. D) Mudanças na composição de espécies ao longo da série temporal do estudo. Os intervalos indicam as estações amostradas e os valores de distância para quatro intervalos temporais de um período. A linha azul representa a taxa e a direção da mudança composicional da comunidade.

Estação	Aparecimento	Desaparecimento	Total
Seca 2018 - Chuva 2018	0.38	0.38	0.76
Chuva 2018 - Seca 2019	0.27	0.66	0.93
Seca 2019 - Chuva 2019	0.73	0.17	0.90
Chuva 2019 - Seca 2020	0.26	0.23	0.49
Seca 2020 - Chuva 2020	0.04	0.62	0.66

Tabela 3. Substituição total e proporção de aparecimento e desaparecimento de espécies entre as estações estudadas.

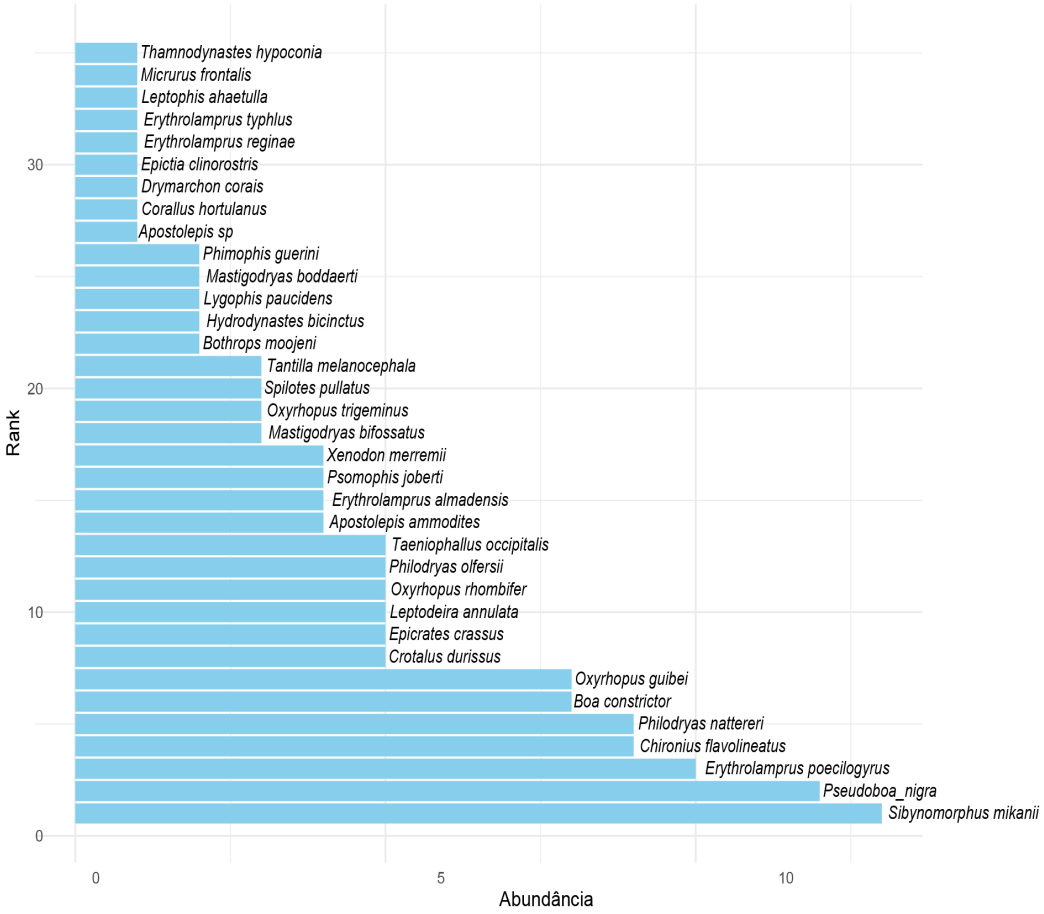
Métrica	Valor
Estabilidade da comunidade	1.54
Taxa de variância	4.14
Sincronia Loreau	0.19
Sincronia Gross	0.26
Taxa de mudança	-0.07

Tabela 4. Métricas de estabilidade da comunidade.

Estação	MRS
Seca 2018- Chuva 2018	1.0
Chuva 2018 – Seca 2019	0
Seca 2019 – Chuva 2019	0.5
Chuva 2019 – Seca 2020	4.15
Seca 2020 – Chuva 2020	1.71

Tabela 5. Grau de reordenamento das espécies entre as estações.

A


Thamnodynastes hypoconia
Micrurus frontalis
Leptophis ahaetulla
Erythrolamprus typhlus
Erythrolamprus reginae
Epictia clinorostris
Drymarchon corais
Corallus hortulanus
Apostolepis sp
Phimophis guerini
Mastigodryas boddaerti
Lygophis paucidens
Hydrodynastes bicinctus
Bothrops moojeni
Tantilla melanocephala
Spilotes pullatus
Oxyrhopus trigeminus
Mastigodryas bifossatus
Xenodon merremii
Psomophis joberti
Erythrolamprus almadensis
Apostolepis ammodites
Taeniophallus occipitalis
Philodryas olfersii
Oxyrhopus rhombifer
Leptodeira annulata
Epicrates crassus
Crotalus durissus
Oxyrhopus guibei
Boa constrictor
Philodryas nattereri
Chironius flavolineatus
Erythrolamprus poecilogyrus
Pseudoboa_nigra
Sibynomorphus mikanii
Rank
0
10
20
30
0
5
10
Abundância

B

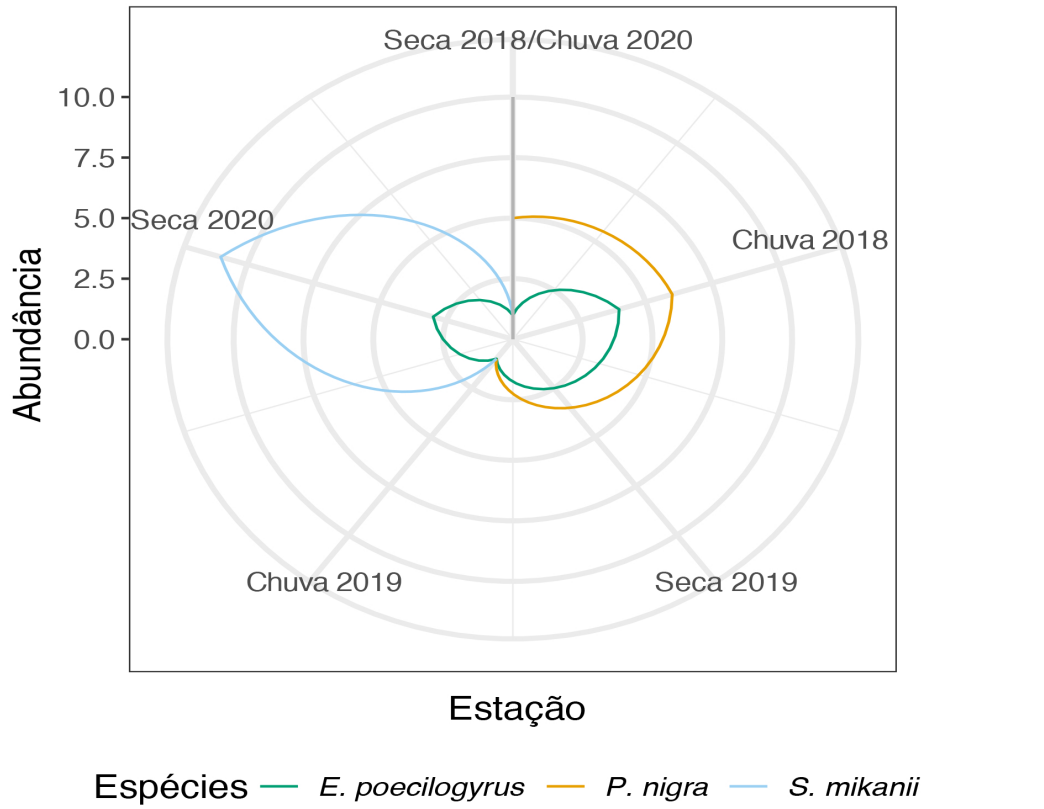

Seca 2018/Chuva 2020
Chuva 2018
Seca 2019
Chuva 2019
Seca 2020
10.0
7.5
5.0
2.5
0.0
Abundância
Estação
Espécies
E. poecilogyrus
P. nigra
S. mikanii

Figura 4. Dinâmica de abundância das espécies. A) A distribuição de abundância por classificação (RAD) das espécies de serpentes amostradas durante 27 meses do estudo. B) Gráfico de classificação exibindo o reordenamento da abundância relativa das espécies dominantes (*Erythrolamprus poecilogyrus*, *Pseudoboa nigra* e *Sibynomorphus mikanii*) ao longo das estações amostradas.

2.4. DISCUSSÃO

Nosso estudo revela que, embora a área ecotonal amostrada seja ecologicamente instável devido ao contato entre os dois biomas, ela é uma região adequada para espécies de serpentes de ampla distribuição e espécies congêneres do Cerrado e da Amazônia (e.g., *Oxybelis aeneus* vs. *O. fulgidus*, *Micrurus frontalis* vs. *M. surinamensis*, *Philodryas psammophidea* vs. *P. viridissima*). Além disso, adicionamos 23 espécies às listas previamente publicadas (NOGUEIRA; ARGÔLO; ARZAMENDIA; AZEVEDO *et al.*, 2019; SENA; CORRÊA; QUINTELA, 2022), e os dados combinados ficaram próximos da riqueza estimada para a região. A riqueza de espécies registrada para Nova Xavantina está dentro dos valores esperados para comunidades de serpentes do Cerrado (36-70) e da Amazônia (56-80) (BERNARDE; ABE, 2006; COLLI; FRANÇA; MESQUITA; PANTOJA, 2020; CUNHA; NASCIMENTO, 1993; RIOS; NOVELLI; HUDSON; COZENDEY *et al.*, 2017). Ainda assim, seis espécies adicionais registradas nas proximidades (aprox. 150 km) (NOGUEIRA; ARGÔLO; ARZAMENDIA; AZEVEDO *et al.*, 2019) provavelmente ocorrem em Nova Xavantina: (1) *Chironius quadricarinatus* (Boiei, 1827) (Cerrado-Floresta Atlântica), (2) *Erythrolamprus aesculapii* (Linnaeus, 1758) (ampla distribuição), (3) *E. taeniogaster* (Jan, 1863) (Amazônia-Floresta Atlântica), (4) *Lachesis muta* (Linnaeus, 1766) (Amazônia-Floresta Atlântica), (5) *Micrurus lemniscatus* (Linnaeus, 1758) (ampla distribuição) e (6) *Oxyrhopus petolarius* (Linnaeus, 1758) (ampla distribuição). A presença de espécies endêmicas da Amazônia e compartilhadas entre a Amazônia e o Cerrado pode estar relacionada às mudanças nos limites desses biomas durante as flutuações climáticas do final do Pleistoceno e Holoceno. Ao longo dessa época, a vegetação natural passou por ciclos dinâmicos de expansão e contração, com intrusões florestais em áreas abertas durante períodos mais quentes/úmidos e a expansão de áreas abertas sobre regiões florestadas durante fases mais frias/secas (LEDO; COLLI, 2017; PESSENDA; BOULET; ARAVENA; ROSOLEN *et al.*, 2001; PESSENDA; GOUVEIA; RIBEIRO; DE OLIVEIRA *et al.*, 2010). A ocorrência limitada de apenas duas espécies aquáticas—*Hydrodynastes bicinctus* e *Helicops polylepis*—compartilhadas entre a Amazônia e o Cerrado provavelmente se deve à

dispersão ao longo de cursos d'água, como o Rio das Mortes, que facilitou a movimentação tanto por terra, através das florestas ao longo das margens dos rios, quanto pela água (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002; RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 2006). Além disso, as espécies compartilhadas entre a Amazônia e a Mata Atlântica estão alinhadas com as conexões ancestrais postuladas entre essas florestas tropicais durante o Oligoceno e o Pleistoceno, facilitando o intercâmbio de linhagens de vertebrados que hoje habitam ambas as regiões (LEDO; COLLI, 2017; MACHADO; NAKAMURA; RITTER; DUARTE, 2023). Consequentemente, populações relictuais no ecótono refletem a história evolutiva dessas espécies com distribuições disjuntas entre a Amazônia e a Mata Atlântica. A análise das dinâmicas temporais indica que essa comunidade ecotonal apresenta padrões complexos fortemente influenciados pelas variações sazonais. A relação íntima entre a riqueza e a abundância mensal de espécies provavelmente se deve ao fato de as serpentes serem um dos grupos de répteis mais desafiadores de estudar, devido aos seus comportamentos crípticos, padrões irregulares de atividade e uso frequente de habitats de difícil acesso, como ambientes subterrâneos, arbóreos ou aquáticos (PARKER; PLUMMER, 1987; TURNER, 1977) o que pode limitar a detecção das espécies. Observamos uma alta rotatividade de espécies em ambas as estações, com os períodos chuvosos sendo marcados por um maior aparecimento de espécies e uma comunidade mais estável. Por outro lado, os períodos secos foram caracterizados pelo desaparecimento de espécies.

O aumento no aparecimento de espécies durante a estação chuvosa pode ser atribuído à diversificação das dietas das serpentes (TITLE; SINGHAL; GRUNDLER; COSTA *et al.*, 2024). Por exemplo, muitas serpentes se alimentam de presas que são mais ativas ou se reproduzem durante períodos de alta precipitação: anfíbios precisam de água para a reprodução, enquanto lagartos se alimentam predominantemente de invertebrados, que se tornam mais abundantes na estação chuvosa (ALVARENGA; VIEIRA; GODINHO; CAMPELO *et al.*, 2017; FRANÇA; BRAZ, 2013; GODINHO, 2019; ODA; BASTOS; SÁ LIMA, 2009).De fato, nossa lista de espécies revela que a maioria das serpentes deste estudo se alimenta principalmente de anfíbios e lagartos (por exemplo, espécies de *Erythrolamprus* e *Chironius*). Para as espécies que flutuam independentemente, sem dinâmica compensatória, uma possível explicação é que a transição Cerrado-Amazônia abriga uma grande diversidade de plantas tanto de ambientes florestais quanto abertos, criando um ecossistema altamente heterogêneo (LENZA; MARTINS; ABADIA; GONÇALVES *et al.*, 2024), o que pode facilitar a colonização por grupos funcionais altamente diversos de serpentes. As espécies registradas apresentam uma complexidade de traços

comportamentais, com espécies criptozóicas, terrícolas-criptozóicas ou criptozóicas-fossoriais representando 5,5% do total, seguidas por estritamente arborícolas, sub-arborícolas-terricolous e estritamente fossoriais (7,5%), arborícolas/semi-arborícolas (15%), aquáticas (11,5%) e terrícolas (34,5%). Algumas espécies são generalistas (por exemplo, *Drymarchon corais*, *Boa constrictor*), enquanto outras são mais especializadas (por exemplo, *Micrurus frontalis*, *Tantilla melanocephala*). Assim, com muitos nichos a serem explorados, as espécies tendem a não competir por recursos, resultando em uma covariância positiva e ausência de sincronia entre elas.

Está claro que três espécies—*Erythrolamprus poecilogyrus*, *Pseudoboa nigra* e *Sibynomorphus mikanii*—foram particularmente abundantes e dominaram a comunidade ao longo do tempo, apresentando dinâmicas complexas entre as estações. As estações secas de 2019 e 2020 mostraram uma significativa convergência comunitária, impulsionada pelo domínio dessas espécies bem-adaptadas. Essas serpentes toleram pressões antropogênicas e são frequentemente encontradas em áreas perturbadas (NOGUEIRA; ARGÔLO; ARZAMENDIA; AZEVEDO *et al.*, 2019). A intensa ocupação do solo em Nova Xavantina favorece espécies resistentes a ambientes alterados, e essa dominância pode refletir sua capacidade de suportar a escassez de recursos e prosperar sob as condições ambientais adversas típicas da estação seca. Durante essas estações, outras espécies menos tolerantes à seca ou às pressões antropogênicas podem ter declinado ou desaparecido, contribuindo para altas taxas de substituição de espécies, predominantemente por perdas. Em contraste, as estações chuvosas de 2018-2019 e 2019-2020 foram marcadas por uma divergência comunitária, pois o aumento da precipitação e da disponibilidade de recursos favoreceu o aparecimento e a persistência de um maior número de espécies, ampliando interações e reduzindo a dominância relativa das três espécies resilientes. Os resultados do *Mean Rank Shift* (MRS) reforçam essa interação dinâmica entre as adaptações das espécies e as condições sazonais. *Pseudoboa nigra* e *Erythrolamprus poecilogyrus* apresentaram declínios na estação chuvosa de 2019, coincidindo com um pico nas taxas de substituição de espécies, impulsionado pelo surgimento de novas espécies. Esses achados sugerem que o aumento das interações bióticas na estação chuvosa pode desfavorecer espécies dominantes que prosperam sob condições mais adversas. Da mesma forma, *Sibynomorphus mikanii* aumentou em abundância durante a estação seca de 2020, possivelmente se beneficiando da redução na competição.

2.5. CONCLUSÃO

A zona ecotonal estudada mostrou-se uma região favorável tanto para espécies de serpentes de savana quanto de floresta, abrigando uma fauna rica. No entanto, nossa análise das dinâmicas temporais sugere que o desmatamento contínuo e a fragmentação do habitat na região podem impactar significativamente a estabilidade da comunidade ao longo do tempo, promovendo sua homogeneização. Notavelmente, duas espécies identificadas neste estudo são potenciais novas espécies, mas ambas foram representadas por apenas um indivíduo, ressaltando a urgência de investigações adicionais. A ausência de novos registros dessas espécies levanta preocupações sobre possíveis extinções locais impulsionadas pelas mudanças ambientais em curso. Dessa forma, é essencial ampliar séries temporais de monitoramento tanto nesta região quanto em outras áreas ecotonais do Cerrado. Esses esforços são fundamentais para compreender e mitigar os impactos da degradação do habitat sobre a biodiversidade de serpentes, garantindo estratégias de conservação eficazes para essas regiões ecologicamente significativas.

3. CAPÍTULO 2

BIOGEOGRAFIA E ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE SERPENTES NO GRADIENTE CERRADO-AMAZÔNIA

ARTHUR DE SENA, GUARINO R. COLLI

A SER SUBMETIDO PARA PUBLICAÇÃO NO PERIÓDICO ECOGRAPHY

RESUMO

Gradientes ecológicos desempenham um papel fundamental ao facilitar o fluxo de espécies, genes e nutrientes entre áreas adjacentes, atuando como filtros de permeabilidade variável em vez de meras fronteiras. A estrutura das comunidades se altera com a proximidade aos ecótonos, onde a riqueza de espécies pode superar, igualar ou ser inferior à das áreas circundantes. Utilizando modelos que integram filogenia, traços funcionais e riqueza de espécies, examinamos como a biogeografia, o filtro ambiental e a convergência de traços influenciam a montagem das comunidades de serpentes ao longo de um gradiente centro-periferia na zona de transição entre o Cerrado e a Amazônia, dois dos maiores biomas neotropicais. Com base em 67 comunidades, nichos ambientais, dados de traços funcionais (tamanho, modo reprodutivo, preferência de habitat) e relações filogenéticas, buscamos responder: (1) A variabilidade filogenética das espécies (PSV) e a diversidade funcional se correlacionam de forma previsível com a distância ao ecótono e aos centróides dos biomas? (2) A diversidade funcional é variável dentro e entre comunidades, e como ela se relaciona com a PSV em escalas local e regional? (3) Há evidências de filtragem ambiental ou divergência de traços ecológicos? (4) Como as diversidades filogenética, taxonômica e funcional respondem às variáveis climáticas? Nossos resultados indicam que os três índices de diversidade estão fortemente associados à temperatura e precipitação em ambas as regiões e refletem tendências mais amplas de escamados tropicais. Também encontramos uma redução significativa na PSV do norte para o sul, consistente com padrões biogeográficos de dispersão, além de uma variância de traços não estável, sugerindo uma correlação entre traços e variabilidade filogenética em nível regional. Além disso, a diversidade funcional e a diversidade taxonômica, mais do que a PSV, dominam as

comunidades locais na zona de transição. Por fim, a preferência de habitat exibe um sinal filogenético, com mudanças associadas à filtragem ambiental ao longo do gradiente de florestas densas para ambientes de savana.

Palavras-chave: diversidade, gradiente, periferia

ABSTRACT

Ecological gradients play a key role in facilitating the flow of species, genes, and nutrients between adjacent areas, acting as filters of varying permeability rather than mere boundaries. Community structure shifts with proximity to ecotones, where species richness may exceed, match, or fall below that of surrounding areas. Using models that integrate phylogeny, traits, and species richness, we examine how biogeography, habitat filtering, and trait convergence influence snake community assembly along a center-periphery gradient in the transition zone between the Cerrado and Amazonia, two of the largest Neotropical biomes. Based on 67 community surveys, environmental niches, trait data (size, parity, habitat preference), and phylogenetic relationships, we address: (1) Do phylogenetic species variability (PSV) and functional diversity correlate predictably with distance to the ecotone and both biome centroids? (2) Is functional diversity variable within and across communities, and how does it relate to local and regional PSV? (3) Is there evidence of habitat filtering or trait divergence? (4) How do phylogenetic, taxonomic, and functional diversity respond to climate variables? Our results indicate that all three diversity indices are strongly linked to temperature and precipitation across both regions and broader tropical squamate trends. We also find a significant decrease in PSV from northern to southern regions, consistent with major biogeographic dispersal patterns, alongside non-stable trait variance, suggesting a correlation between traits and phylogenetic variability at a regional level. Furthermore, functional diversity and taxonomic diversity, rather than PSV, dominate local communities

in the transition zone. Finally, habitat preference shows a phylogenetic signal, with shifts in response to habitat filtering across dense forests to savanna environments.

Keywords: diversity, gradient, periphery

3.1. INTRODUÇÃO

A dificuldade em descrever adequadamente as espécies viventes no planeta (déficit Lineano) e o imperfeito entendimento do padrão de distribuição das espécies (déficit Wallaceano) compromete severamente nosso conhecimento sobre os padrões de biodiversidade. Essas lacunas são evidentes no Antropoceno, no qual diversas crises ambientais já vêm ocorrendo em larga escala (LEWIS; MASLIN, 2015; STEFFEN; GRINEVALD; CRUTZEN; MCNEILL, 2011), ultrapassando limites biológicos e físicos seguros do planeta (i.e., mudanças climáticas e perda de biodiversidade) (ROCKSTRÖM; STEFFEN; NOONE; PERSSON *et al.*, 2009; RUNNING, 2012). Esse cenário tem acelerado as taxas de extinções das espécies (CARDINALE; GONZALEZ; ALLINGTON; LOREAU, 2018) alterando o balanço natural das extinções causadas por eventos naturais ou estocásticos, sendo as mudanças antropológicas no meio ambiente a maior causa da perda de espécies no planeta atualmente (CEBALLOS; EHRLICH; BARNOSKY; GARCÍA *et al.*, 2015; DIRZO; YOUNG; GALETTI; CEBALLOS *et al.*, 2014). Diante disso, é urgente a necessidade de incorporar atividades socioeconômicas nas avaliações sobre a biodiversidade com intuito de diminuir os impactos negativos (TILMAN; CLARK; WILLIAMS; KIMMEL *et al.*, 2017). Dentre as mudanças antrópicas na paisagem, a perda de habitat é crucial para o aumento das lacunas anteriores visto que as espécies perdem áreas de adequabilidade e consequentemente estão mais expostas a eventos que levem a extinção localmente ou globalmente (SINERVO; MÉNDEZ-DE-LA-CRUZ; MILES; HEULIN *et al.*, 2010). Para entender os padrões de distribuições das espécies e suas áreas de adequabilidade, principalmente em tempos de alta taxa de perturbações na paisagem, mudanças climáticas e diversas crises biológicas, dados acurados e detalhados das distribuições são cruciais para mitigar e entender melhor o grau do impacto negativo aliado a conservação juntamente com uma melhor interpretação da diversidade biológica local (DUPUTIÉ; ZIMMERMANN; CHUINE, 2014; PIMM; JENKINS; ABELL; BROOKS *et al.*, 2014; WALLACE, 1876). Esses fatores são especialmente evidentes em áreas megadiversas como os Neotrópicos ou áreas ecotonais

visto que englobam uma alta complexidade biológica (SMITH; WAYNE; GIRMAN; BRUFORD, 1997).

O conceito de ecótono foi originalmente cunhado para descrever zonas de tensão entre comunidades vegetais (LIVINGSTON, 1903). Posteriormente, o termo ecótono passou a abranger o conceito de ecoclina (van der Maarel 1990) e passou a ser reconhecido como uma zona de transição ecológica entre dois ou mais sistemas ecológicos adjacentes, com características únicas definidas pelo espaço, tempo e intensidade de contato entre os ecossistemas adjacentes (DI CASTRI; HANSEN; HOLLAND; SCIENCES, 1988). Esses limites entre ecossistemas podem restringir a distribuição das espécies, atuando como um filtro ambiental sobre o fluxo gênico entre populações (SMITH; WAYNE; GIRMAN; BRUFORD, 1997) e potencialmente impedindo a dispersão para novas regiões (URBINA-CARDONA; OLIVARES-PÉREZ; REYNOSO, 2006). Devido às diferenças ecológicas, geográficas e históricas entre as associações biológicas nas zonas de contato e centrais, podemos esperar variações na riqueza e composição de espécies, diversidade genética, abundância e tamanho populacional (PFEILSTICKER; BUZATTI; MUNIZ; BUENO *et al.*, 2021). Diferenças ecológicas ao longo do gradiente centro-periferia e o contato entre dois ou mais ecossistemas adjacentes podem levar a variações ambientais significativas (EWERS; DIDHAM, 2006), afetando tanto a diversidade filogenética quanto a funcional (MAGURA, 2017).

A interação de dois ou mais ecossistemas em uma zona de transição pode moldar as comunidades biológicas por meio de uma combinação de fatores históricos e ecológicos. Por exemplo, processos neutros podem influenciar aleatoriamente a composição das comunidades locais de espécies (CHAVE, 2004; RICKLEFS, 2008). Em contraste, processos não neutros, como o filtro de habitat, podem moldar seletivamente as comunidades com base nos traços adaptativos das espécies. Quando esses traços são conservados filogeneticamente, a história fenotípica e evolutiva da comunidade pode apresentar padrões de subdispersão ou superdispersão, dependendo dos filtros ambientais em ação (BEŁCIK; LENDA; AMANO; SKÓRKA, 2020; MAGURA, 2017). Se a história evolutiva varia localmente e os traços exibem fortes sinais filogenéticos, a diversidade funcional deve estar alinhada com a história evolutiva nos níveis comunitário e regional. No entanto, quando os traços são altamente variáveis dentro dos grupos e adaptados às demandas ecológicas das áreas recém-colonizadas, a diversidade funcional pode não corresponder à história evolutiva, refletindo fatores ambientais mais imediatos. Se o filtro de habitat impulsiona os padrões de comunidade local e altera a história evolutiva, esperaríamos convergência de traços ao longo

de gradientes ecológicos (HARMON-THREATT; ACKERLY, 2013; WEBB; ACKERLY; MCPEEK; DONOGHUE, 2002). Por outro lado, se a substituição filogenética e a rotatividade da comunidade ocorrem principalmente com a distância em vez dos gradientes de habitat, os processos biogeográficos históricos, especialmente eventos aleatórios de dispersão em grandes distâncias, podem ser a força dominante na organização das comunidades.

A Amazônia é a maior porção do bioma florestal tropical úmido e uma das regiões mais biodiversas do mundo, com alto nível de endemismo (CLAPPERTON, 1993; MITTERMEIER; MITTERMEIER; BROOKS; PILGRIM *et al.*, 2003). Localizada principalmente dentro do Brasil, a ecorregião amazônica tem sido amplamente desmatada, o que se intensificou na última década (INPE - INSTITUTO DE PESQUISAS ESPACIAIS, 2017; MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019), ameaçando altamente povos tradicionais, a biodiversidade e serviços ecossistêmicos, com efeitos locais e globais (FEARNSIDE, 2017; FEARNSIDE; BARBOSA, 2003; FERRANTE; FEARNSIDE, 2019). No geral, a área desmatada na Amazônia atingiu cerca de 20% de sua cobertura original (BUTLER, 2019; MAPBIOMAS, 2020). Por outro lado, o Cerrado é a maior, mais rica e mais ameaçada savana tropical do mundo (COLLI; VIEIRA; DIANESE, 2020; KLINK; MACHADO, 2005; SILVA; FARIÑAS; FELFILI; KLINK, 2006), sendo um dos *hotspots* de biodiversidade do mundo (MYERS; MITTERMEIER; MITTERMEIER; DA FONSECA *et al.*, 2000), também altamente negligenciado (MARRIS, 2005) e que está rapidamente desaparecendo (MACHADO; NETO; PEREIRA; CALDAS *et al.*, 2004). Em geral, a vegetação remanescente do Cerrado cobre menos de 50% de sua cobertura original (BEUCHLE; GRECCHI; SHIMABUKURO; SELIGER *et al.*, 2015), algumas áreas com apenas 15% (SANO; ROSA; BRITO; FERREIRA, 2008). A zona de contato entre essas ecorregiões neotropicais altamente biodiversas e ameaçadas se estende por mais de 6.000 km, atravessando do centro-oeste ao nordeste do Brasil, sendo a maior transição entre savana e floresta no mundo (TORELLO-RAVENTOS; FELDPAUSCH; VEENENDAAL; SCHRODT *et al.*, 2013).

A transição Cerrado-Amazônia (TCA) conecta as duas maiores ecorregiões da América do Sul (Cerrado e Amazônia) com uma mistura de habitats savânicos e florestais (MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019; RATTER; RICHARDS; ARGENT; GIFFORD *et al.*, 1973). Devido ao alto nível de conversão observado de habitats naturais devido a atividades antrópicas (principalmente agricultura, pecuária, exploração madeireira e incêndios florestais), a TCA também é conhecida como o

"Arco do Desmatamento Brasileiro", sendo registrado nos últimos 30 anos uma maior taxa de desmatamento que em cada um dos biomas adjacentes (FEARNSIDE, 2005; MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019; MATRICARDI; SKOLE; PEDLOWSKI; CHOMENTOWSKI, 2013 957; NOGUEIRA; NELSON; FEARNSIDE; FRANÇA *et al.*, 2008). A região é definida por um complexo mosaico de savanas e florestas resultados de um processo histórico da dinâmica de avanço-retração da floresta e da savana que aponta para várias variações climáticas desde o último máximo glacial (LGM) até o presente (MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019). Mesmo durante os longos períodos de estabilidade climática anteriores ao LGM, a biota ainda pode ser influenciada pelos limites entre savanas e florestas. Por exemplo, durante a avaliação da distribuição da fauna do Cerrado, foi proposto a existência de diversos corredores de áreas abertas e áreas de refúgio florestal na porção nordeste do bioma, que contribuíram para os padrões biogeográficos durante os períodos áridos do Último Glacial Máximo e último interglacial (Werneck et al., 2012). Apesar do conhecimento disponível sobre a TCA, os padrões de distribuição biogeográfica nesta região são apenas preliminarmente compreendidos com a maioria das linhagens bióticas ainda não investigadas, embora já ameaçadas (MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019; MORANDI; MARIMON; MARIMON-JUNIOR; RATTER *et al.*, 2020).

A composição das espécies de serpentes e os padrões de distribuição em zonas de transição entre savana e floresta são pouco compreendidos, com padrões pouco claros, sendo principalmente investigados na África subsaariana e na América do Sul tropical. Os poucos estudos disponíveis descrevem a invasão de espécies facilitada pela degradação florestal, muitas vezes levando à substituição de espécies em savanas derivadas (AKANI; BARIEENEE; CAPIZZI; LUISELLI, 1999; BASTOS; ARAÚJO; SILVA, 2005; ENIANG; IJEOMAH, 2011; MENZIES, 1966); a dominância de espécies típicas de ambientes florestais, com poucas coocorrências de espécies típicas de savana (ENIANG; EBIN; LUISELLI, 2002); mas também a invasão de espécies florestais, presumivelmente impulsionada por necessidades alimentares ou facilitada pelo transporte humano (ENIANG; IJEOMAH, 2011). Diferente do que é observado para mamíferos e aves, há pouca atenção à diversidade ou ao endemismo de serpentes associados a ecótonos entre savana e floresta na África (BROOKS; BALMFORD; BURGESS; FJELDSÅ *et al.*, 2001), embora uma alta riqueza de espécies também tenha sido demonstrada (ENIANG; EBIN; LUISELLI, 2002). Globalmente, a maioria das listas de espécies de comunidades locais em mosaicos savana-

floresta ou zonas de transição menciona apenas uma combinação de espécies típicas de savana e floresta para descrever a composição de espécies (SÃO PEDRO; PIRES, 2009). Na zona de transição Cerrado-Amazônia, poucos estudos sobre comunidades locais de serpentes encontraram uma predominância de espécies amazônicas (CARVALHO, 2006) ou um número equilibrado de espécies do Cerrado e da Amazônia (PINHEIRO; ABE; BITAR; ALBARELLI *et al.*, 2015). A composição das espécies de serpentes e sua distribuição em zonas de savana e floresta têm sido explicadas como uma questão de preferências de habitat específicas das espécies, determinando a penetração de espécies de savana em florestas degradadas. No entanto, em áreas onde as mudanças climáticas futuras aumentem a precipitação, o potencial de invasão em florestas tropicais pode ser reduzido (FREEDMAN; BUERMANN; LEBRETON; CHIRIO *et al.*, 2009).

Apesar dos hábitos elusivos, a plasticidade ecológica das serpentes (e.g., tamanho do corpo, habitats, hábitos, dieta) e a alta complexidade com a qual interagem com o ambiente as tornam excelentes modelos para estudos ecológicos com foco em esforços conservacionistas (MULLIN; SEIGEL, 2009; SITES; REEDER; WIENS, 2011). Assim, aqui investigamos os processos biogeográficos e os padrões históricos e contemporâneos em ambientes ecotonais, com foco na vasta e altamente ameaçada zona de transição Cerrado-Amazônia. Utilizando comunidades de serpentes para a conservação da biota local, integramos filogenia, ecologia e riqueza de espécies em nossos modelos. Especificamente, examinamos os padrões observados e exploramos os processos subjacentes que impulsionam as mudanças nas comunidades de serpentes ao longo de um gradiente do núcleo para a periferia dos dois biomas. Perguntamos: (1) Existem tendências biogeográficas amplas ao longo do gradiente ambiental entre os dois biomas em termos de origem e dispersão das espécies? (2) Como a riqueza de espécies, a diversidade filogenética e a diversidade funcional variam em resposta à variação do habitat e à distância das bordas e centróides dos biomas? Responder a essas questões ajudará a esclarecer se a diversidade filogenética e funcional responde de maneira semelhante às grandes tendências biogeográficas e às mudanças ecológicas locais ao longo do gradiente. Também perguntamos: (3) Quais são as contribuições relativas da filogenia e da ecologia dentro das comunidades no ecótono e em ambos os biomas separadamente? Compreender isso ajudará a determinar se a diversidade funcional observada responde às mudanças ecológicas e se os traços dentro das comunidades tendem a divergir (alta variação de traços) ou convergir (baixa variação de traços) em relação à diversidade filogenética. Finalmente, com um entendimento da variação funcional e filogenética, perguntamos: (4) Existem tendências discerníveis nos índices de diversidade

em relação às variáveis bioclimáticas? Responder a essa questão esclarecerá como a biogeografia histórica, a filogenia e a ecologia interagem em escalas temporais amplas e locais para moldar as comunidades.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 ÁREA DE ESTUDO

A transição Cerrado-Amazônia é um grande ecossistema que se estende da fronteira sudoeste para nordeste da Amazônia, com um clima variando de CwA (mais úmido) para Aw (mais seco) na classificação de Köppen, e que abrange um mosaico de savanas e florestas, cobrindo cerca de 152.180 km² no Brasil Central e Norte (ALVARES; STAPE; SENTELHAS; GONÇALVES *et al.*, 2013; MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019). Devido às flutuações climáticas durante o último máximo glacial (LGM), as savanas e florestas da TCA passaram por um processo dinâmico complexo, com recuo e expansão da vegetação, resultando em intrusões de floresta em áreas de habitats estruturalmente abertos e intrusões de savana em áreas florestadas (MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019). Esse ecossistema engloba um mosaico de três tipos diferentes de vegetações naturais sem fronteiras precisas entre suas áreas de ocorrência: florestas densas (florestas ombrófilas, florestas mistas ombrófilas e florestas sazonais), savanas (várias fitofisionomias abertas de Cerrado) e cerradão (florestas ecotonais mais secas resultantes de tensões entre floresta e savana) (MARIMON; DE S. LIMA; DUARTE; CHIEREGATTO *et al.*, 2006; MARQUES; MARIMON-JUNIOR; MARIMON; MATRICARDI *et al.*, 2019; MORANDI; MARIMON-JUNIOR; DE OLIVEIRA; REIS *et al.*, 2016).

3.2.2 COLETA DE DADOS

Os dados utilizados neste estudo para caracterizar as comunidades de serpentes foram obtidos por meio de uma extensa revisão da literatura em busca de listas de espécies de comunidades e coletas em campo. Esse processo resultou em 67 comunidades amostradas, sendo 39 na Amazônia e 28 no Cerrado (Figura 1). Selecionamos registros publicados em que a amostragem foi realizada com métodos e esforços semelhantes (busca ativa e armadilhas de queda com cercas-guia por pelo menos três semanas em cada local). Para complementar os registros da literatura, incluímos dados de serpentes coletadas em campo

seguindo a mesma metodologia, armazenadas na Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB) e na Coleção Zoológica de Alta Floresta (CZAF).

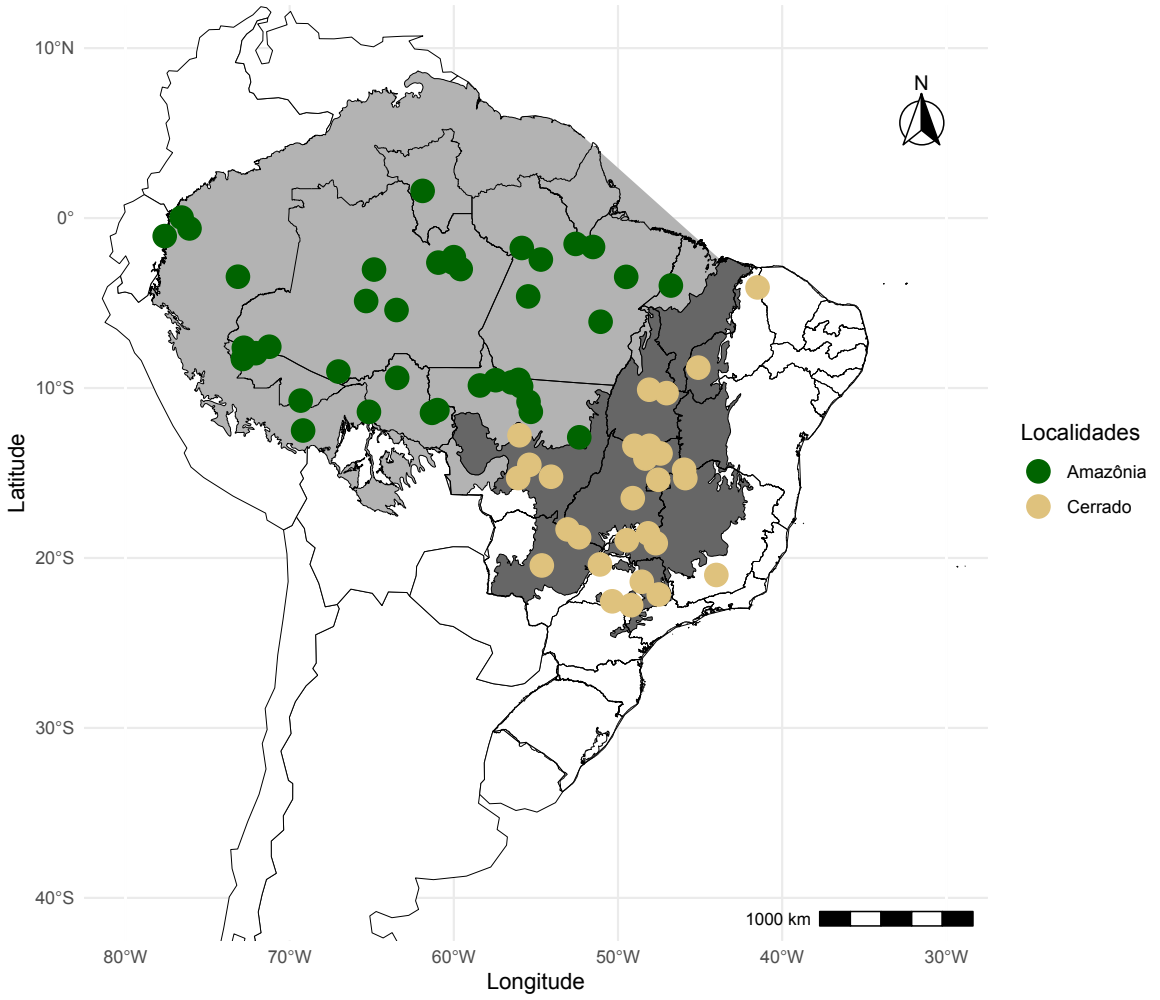


Figura 1. Mapa representando as 67 comunidades amostradas na Amazônia e Cerrado.

3.2.2 Análise de dados

Centróide, periferia e variáveis bioclimáticas

Para determinar o centróide de cada bioma, utilizamos o pacote SF (PEBESMA, 2018; PEBESMA; BIVAND, 2023) para calcular os pontos centrais dos polígonos da Amazônia e do Cerrado. Em seguida, medimos a distância de cada comunidade até o centro e a periferia dos biomas. Para as comunidades localizadas no Cerrado, calculamos a distância até a borda mais próxima do polígono da Amazônia. Por outro lado, para as comunidades na Amazônia, determinamos a menor distância até o polígono do Cerrado. Depois, reunimos as distâncias de cada localidade até a borda e o centróide de ambos os biomas e selecionamos as variáveis bioclimáticas que melhor explicam o gradiente ambiental da área de estudo. Extraímos os dados bioclimáticos armazenados no banco de dados WorldClim (FICK; HIJMANS, 2017) utilizando o pacote GEODATA (HIJMANS; BARBOSA; GHOSH; MANDEL, 2024) para a seleção. Essa etapa recupera dados como elevação (alt), precipitação (prec), radiação solar (srad), velocidade do vento (wind), pressão de vapor (vapr) e um conjunto de 19 variáveis bioclimáticas que definem variações de precipitação e temperatura (HIJMANS; CAMERON; PARRA; JONES *et al.*, 2005). Em seguida, as camadas raster baixadas foram empilhadas em um único objeto para calcular o valor médio entre as camadas. Após essa etapa, filtramos os valores de cada variável com base nas coordenadas geográficas das localidades estudadas, garantindo que apenas os dados correspondentes às localidades específicas fossem selecionados.

Após filtrar os dados, realizamos uma análise do Fator de Inflação da Variância (VIF) utilizando o pacote USDM (NAIMI; HAMM; GROEN; SKIDMORE *et al.*, 2014) para avaliar a multicolinearidade entre as variáveis bioclimáticas extraídas das localidades estudadas. Utilizando diferentes limiares, identificamos pares de variáveis altamente correlacionadas, visando manter a correlação máxima entre os preditores abaixo de 0,7 para mitigar os efeitos da colinearidade. Variáveis com valores de limiar superiores a três foram consideradas como apresentando colinearidade problemática e foram removidas sequencialmente do conjunto de dados. Todas as análises descritas acima e a seguir foram realizadas no ambiente R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2021).

Diversidade Filogenética e Taxonômica

Para calcular a diversidade filogenética das comunidades, utilizamos uma matriz indicando a presença (1) ou ausência (0) de cada espécie nos locais de estudo. Nessa matriz, calculamos o índice de variabilidade filogenética das espécies (PSV) (HELMUS; BLAND; WILLIAMS; IVES, 2007). Esse índice é independente da riqueza de espécies; caso contrário, os modelos resultantes estariam correlacionados com o número de espécies, fornecendo perspectivas dependentes da diversidade da comunidade (HELMUS; BLAND; WILLIAMS; IVES, 2007; HELMUS; IVES, 2012). O PSV é baseado na covariância filogenética esperada entre táxons relacionados, com valores que variam de 0 (todas as espécies estreitamente relacionadas) a 1 (filogenia em estrela). Utilizamos a filogenia de Squamata publicada por TONINI; BEARD; FERREIRA; JETZ *et al.* (2016) e recortamos para incluir apenas as espécies presentes no estudo. Todas as análises foram conduzidas utilizando os pacotes APE e PICANTE (KEMBEL; COWAN; HELMUS; CORNWELL *et al.*, 2010; PARADIS; SCHLIEP, 2018). A visualização gráfica da filogenia recortada foi realizada para facilitar a interpretação e análise das relações evolutivas entre as espécies de serpentes selecionadas. Para a diversidade taxonômica, utilizamos o número de espécies (ou seja, a riqueza taxonômica) presente em cada localidade.

DIVERSIDADE FUNCIONAL

Calculamos a diversidade funcional para cada local de estudo. Na ecologia, existem três principais métricas de diversidade funcional: (1) riqueza funcional, (2) equitabilidade funcional e (3) divergência funcional (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). Aqui, optamos por calcular principalmente a riqueza funcional, pois as outras duas métricas são baseadas na abundância das espécies, e não temos acesso a esses dados. Em seguida, calculamos a diversidade funcional utilizando a função dbFD do pacote FD (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010; LALIBERTÉ; LEGENDRE; SHIPLEY, 2014) que incorpora traços das espécies e a estrutura da comunidade de serpentes para calcular índices como a riqueza funcional (FRic). Esse índice é obtido calculando o volume ocupado por uma comunidade específica em um espaço n-dimensional, relativo aos traços funcionais utilizados na análise (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). Para gerar as medidas de diversidade funcional, caracterizamos cada espécie de acordo com sua preferência de habitat (e.g., savana, floresta ou ambos), preferência de microhabitat (e.g., aquático, arbóreo, fossorial, semiaquático, semi-arbóreo, semifossorial,

terrestre), sua massa corporal máxima, comprimento total e estratégia reprodutiva (e.g., ovíparo, ovovivíparo ou vivíparo).

MODELOS LINEARES

Após calcular todos os valores das condições ambientais (variáveis preditoras) e dos índices de diversidade (variáveis resposta), utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) para investigar as relações entre os preditores ambientais e três principais índices de diversidade: diversidade filogenética (PSV), diversidade funcional (FD) e riqueza taxonômica. Testamos diferentes famílias para cada um dos índices de diversidade usando modelos completos (i.e., índices de diversidade em função de todas as variáveis preditoras e suas interações por região). Após rodar os modelos completos para cada família, comparamos o desvio padrão e o AIC de cada modelo utilizando um teste ANOVA para verificar se as diferentes famílias apresentavam diferenças estatisticamente significativas. O modelo selecionado foi aquele com o menor Critério de Informação de Akaike (AIC).

Após selecionar a família para cada modelo, utilizamos o pacote MUMIN (BARTÓN, 2024) para selecionar os preditores finais para cada índice de diversidade. Primeiro, ajustamos as opções para lidar com dados ausentes e aplicamos a função dredge aos modelos refinados. Selecionamos modelos com ΔAIC inferior a 4 para incluir no modelo médio (model.avg), permitindo a incerteza do modelo e obtendo estimativas ponderadas dos preditores. Além disso, a função sw calcula a soma dos pesos de Akaike para cada preditor em todos os modelos, fornecendo uma medida da importância relativa de cada preditor. Para cada índice de diversidade, ajustamos um modelo selecionado com os preditores significativos identificados pela função dredge, garantindo que apenas os preditores mais informativos fossem incluídos nos modelos finais. Em seguida, comparamos esses modelos selecionados com modelos nulos (i.e., sem preditores) usando ANOVA para verificar se os modelos selecionados eram significativamente melhores. Finalmente, testamos a precisão do modelo selecionado para cada índice de diversidade com base nos preditores com a soma dos pesos superior a 0,4 e relevância ecológica do pacote MUMIN. O teste foi realizado usando o método de validação cruzada de 10 partes do pacote CARET (KUHN, 2008)com 100 repetições para avaliar a precisão do modelo.

3.3. RESULTADOS

3.3.1 DIVERSIDADE FILOGENÉTICA

A seleção de preditores por meio da média de modelos demonstrou uma forte relação entre o tipo de região (Amazônia ou Cerrado) e a variabilidade filogenética das espécies (sw = 0,88), destacando uma relação negativa significativa nas comunidades do Cerrado (estimativa = -0,04) (Figura 2A). O segundo preditor mais importante para prever a PSV na área de estudo foi a amplitude média diurna (bio02) com peso 0,94 e sua interação entre o tipo de região (Figura 2B), indicando relações opostas com uma soma de pesos igual a 0,79 e 0,43, respectivamente. Preditores com peso moderado explicando a variação na PSV foram a precipitação do mês mais úmido (Figura 2C), que exibe correlações positivas (estimativa = 0,021, sw = 0,62), e a distância até o centróide do bioma (Figura 2D), com correlação negativa, com pesos iguais a 0,56. A análise de variância (ANOVA) confirmou diferenças estatisticamente significativas entre o modelo selecionado e o modelo nulo (ou seja, sem preditores), validando a relevância desses preditores na explicação da variação na PSV nas comunidades regionais, destacando particularmente valores mais elevados em áreas com maior variação no intervalo diário e valores mais baixos nas comunidades do Cerrado. Por fim, a validação robusta por meio de validação cruzada de 10 partes revelou um modelo bem generalizado (R-quadrado = 0,30).

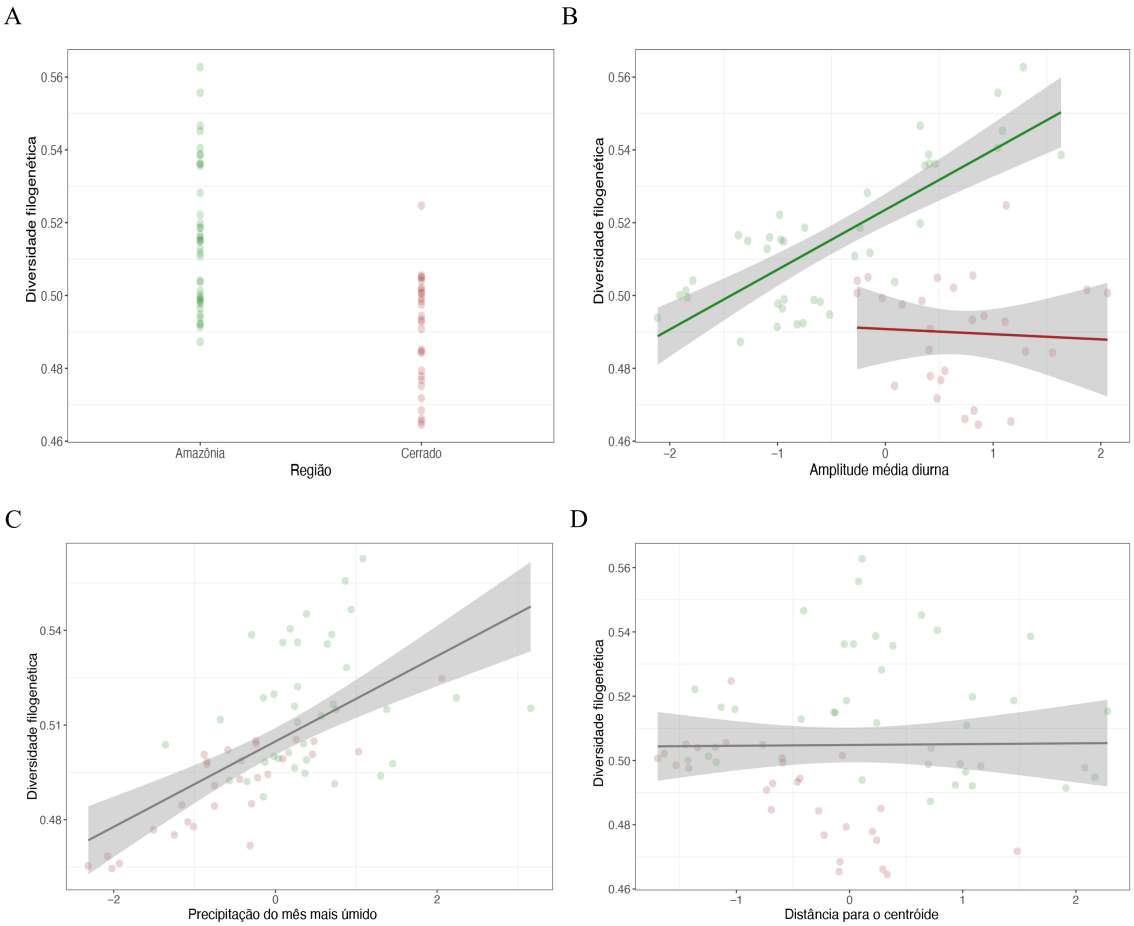


Figura 2. A linha de regressão resultante dos modelos GLM para a diversidade filogenética. A) PSV por Região; B) PSV pela amplitude média diurna para o Cerrado (linha vermelha) e Amazônia (linha verde); C) PSV pela precipitação do mês mais úmido; D) PSV pela distância até o centróide.

3.3.2 DIVERSIDADE FUNCIONAL

Para a diversidade funcional, a média de modelos revelou os preditores da distância até a borda junto com a média do intervalo diário em modelos mais frequentes, com uma soma dos pesos igual a 1. A distância até a borda (Figura 3A) teve uma correlação negativa (estimativa = -0,00005325), indicando menor diversidade funcional à medida que a distância até a borda de ambos os biomas aumenta. Nosso modelo revela que a interação da média do intervalo diário com a região influencia fortemente o intervalo diário (sw = 0,94) (Figura 3B). A distância até o centróide também foi selecionada pelos modelos dentro de sua interação com o tipo de região (Figura 3C), com somas de peso de 0,98 e 0,92, respectivamente. A diferença na diversidade funcional entre os dois biomas (Figura 3D) também foi selecionada, destacando valores negativos para as comunidades do Cerrado em relação à Amazônia (estimativa = -0,00002737, sw = 0,96). A precipitação também foi um fator importante, com a precipitação do mês mais úmido (Figura 3E) apresentando uma soma dos pesos de 0,68. Finalmente, a precipitação do mês mais frio também foi um preditor importante para a diversidade funcional, com a soma dos pesos de 0,65 (Figura 3F). A análise de variância confirmou diferenças estatisticamente significativas entre o modelo selecionado e o modelo nulo (F = 5,1545, p = 0,003), validando a relevância dos preditores selecionados na explicação da variação na diversidade funcional na borda de ambos os biomas, destacando particularmente valores mais altos de FD à medida que a distância até a borda diminui. Por fim, a validação robusta por meio de validação cruzada de 10 partes revelou um modelo robusto com baixos valores de erro quadrático médio e erro absoluto médio (R-quadrado = 0,31).

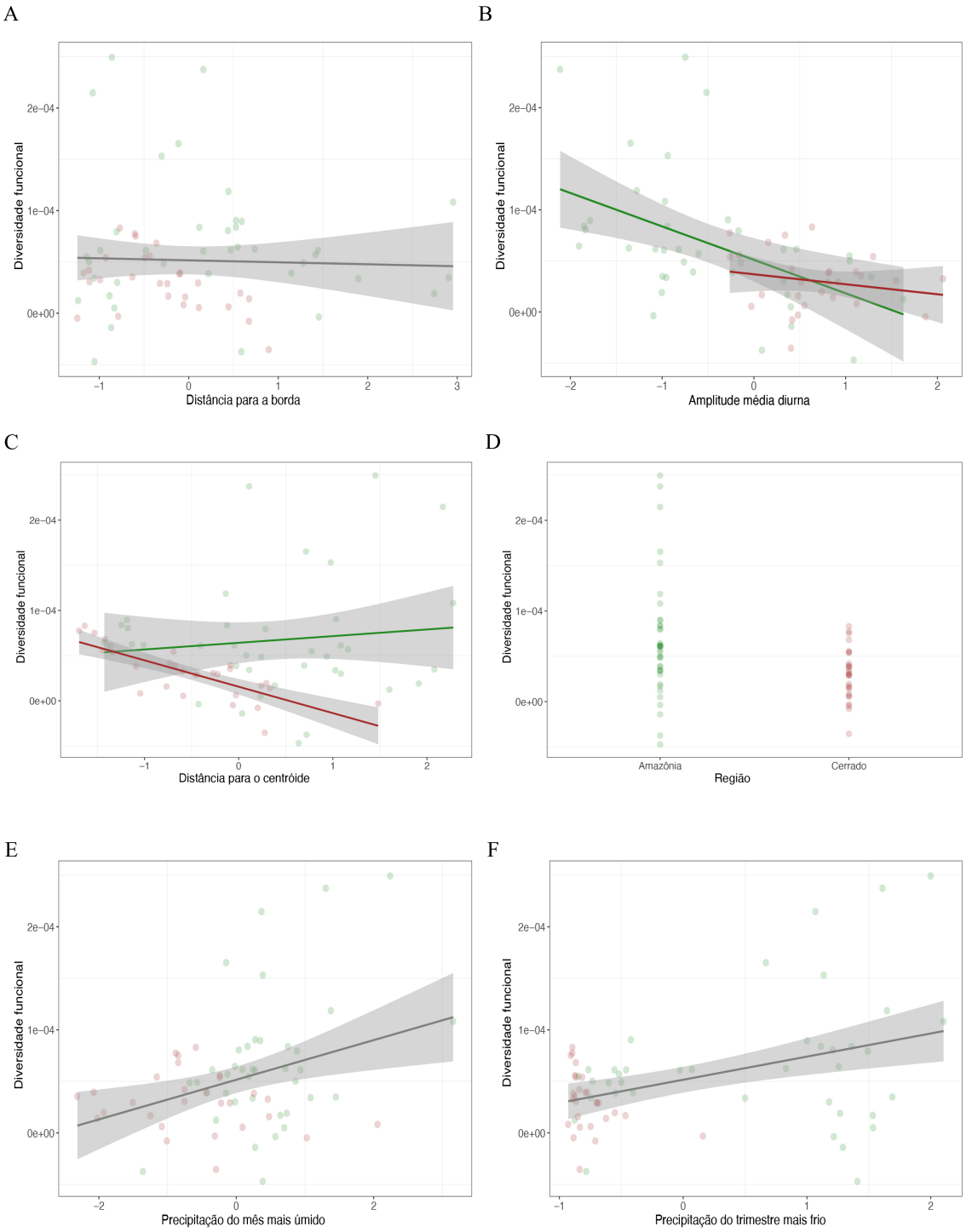


Figura 3. A linha de regressão resultante dos modelos GLM para diversidade funcional (FD). A) Diversidade funcional pela distância até a borda de ambos os biomas; B) Diversidade funcional pela amplitude média diurna (bio02) para Cerrado (linha vermelha) e Amazônia (linha verde); C) Diversidade funcional pela distância até o centróide do Cerrado (linha vermelha) e Amazônia (linha verde); D) Diversidade funcional pelo tipo de Região;

E) Diversidade funcional pela precipitação do mês mais chuvoso (bio13); F) Diversidade funcional pela precipitação do trimestre mais frio (bio19).

3.3.3 DIVERSIDADE TAXONÔMICA

A análise revelou que os preditores, como a média do intervalo diário e a distância até a borda, contribuem significativamente para a riqueza das comunidades em ambos os biomas, com a soma dos pesos da média dos modelos igual a 0,87 e 0,8, respectivamente. Ambos os preditores contribuem negativamente para os valores de riqueza, com estimativas de -0,22 para a média do intervalo diário e -0,23 para a distância até a borda. Em outras palavras, à medida que a distância até a borda dos biomas aumenta, a riqueza diminui (Figura 4A). O mesmo padrão é observado para a média do intervalo diário (Figura 4B). Os preditores com peso moderado foram o tipo de região (Figura 4C), com sw = 0,64, e a precipitação do trimestre mais quente do ano (SW = 0,56), com sua interação com o tipo de região (Figura 4D), especialmente dentro do bioma Cerrado (sw = 0,54). A validação cruzada de 10 partes revelou um modelo robusto com R-quadrado igual a 0,22.

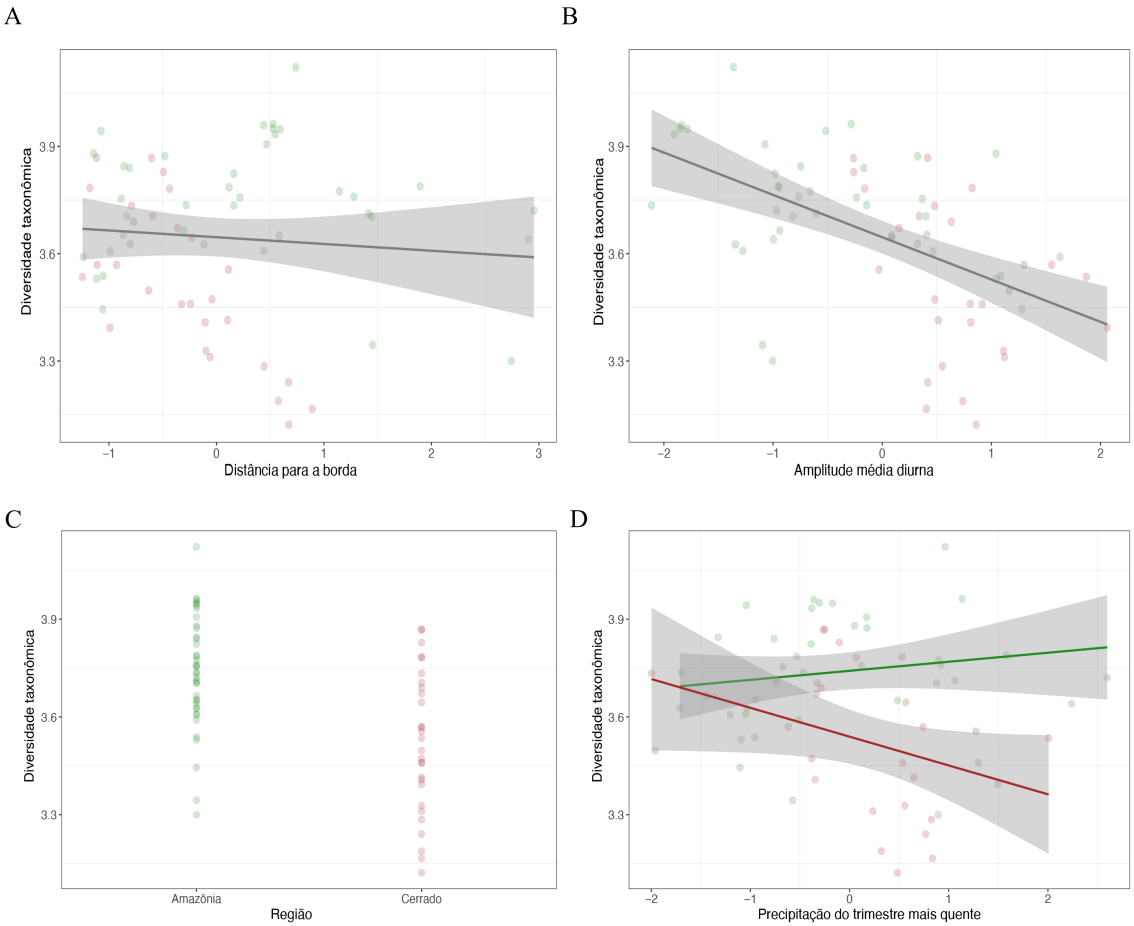


Figura 4. A linha de regressão resultante dos modelos GLM para diversidade taxonômica. A) Diversidade taxonômica pela distância até a borda de ambos os biomas; B) Diversidade taxonômica pela amplitude média diurna (bio02); C) Diversidade taxonômica por Região; D) Diversidade taxonômica pela precipitação do trimestre mais quente para o Cerrado (linha vermelha) e Amazônia (linha verde).

3.4. DISCUSSÃO

Nosso estudo identificou 229 espécies de serpentes habitando comunidades no Cerrado e na Amazônia, dentro de sua área de transição, representando aproximadamente 53% da diversidade total de serpentes do Brasil, que compreende cerca de 430 espécies (COSTA; GUEDES; BÉRNILS, 2021). Essa proporção substancial destaca a importância de ambos os biomas e sua zona de transição como regiões críticas para a manutenção da biodiversidade de serpentes no país. Além disso, encontramos que a diversidade taxonômica é mais pronunciada quando as distâncias entre as comunidades do Cerrado e da Amazônia até o ecótono diminuem, enfatizando o papel dessa área de transição na concentração da

diversidade de espécies. Essa observação corrobora achados anteriores de que ambientes de transição frequentemente apresentam diversidade elevada de espécies (KERNAGHAN; HARPER, 2001; KIRKMAN; DREW; WEST; BLOOD, 1998; RISSER, 1995). O ecótono Cerrado-Amazônia é reconhecido por sua heterogeneidade ambiental, impulsionada por variações na topografia (ABADIA; MEWS; PINTO; VIEIRA *et al.*, 2023; CASTRO; CASTRO; COSTA; FARIAS *et al.*, 2007), nas propriedades do solo (ABADIA; LENZA; MEWS; MARACAHIPES-SANTOS *et al.*, 2018; ABADIA; MEWS; PINTO; VIEIRA *et al.*, 2023; RIBEIRO; WALTER, 2008) e no clima (SILVA; ASSAD; EVANGELISTA, 2008). Além disso, a troca de espécies vegetais entre a Amazônia e o Cerrado (FRANÇOSO; DEXTER; MACHADO; PENNINGTON *et al.*, 2020; MÉIO; FREITAS; JATOBÁ; SILVA *et al.*, 2003) aprimora ainda mais a diversidade da região. Finalmente, corroboramos sugestões anteriores de que o ecótono abriga maior diversidade taxonômica e de grupos funcionais nas comunidades de serpentes devido à convergência de espécies tanto das florestas quanto das áreas abertas (SENA; CORRÊA; QUINTELA, 2022). O ecótono provavelmente suporta uma gama mais ampla de nichos funcionais em comparação com as áreas centrais de ambos os biomas, à medida que a convergência entre ambientes arbóreos e terrestres favorece espécies com características diversificadas, permitindo-lhes explorar uma variedade de recursos e habitats. Espécies arbóreas dominam as áreas florestais, enquanto espécies terrestres prosperam em ambientes abertos. Essa diversidade de características funcionais é moldada pelos filtros ambientais, que promovem maior diversidade na zona de transição. Nas comunidades de serpentes neotropicais, existe um padrão distinto de ocupação de linhagens relacionado à estrutura vertical do habitat. Espécies com corpos esbeltos e caudas longas tendem a ocupar habitats estruturados verticalmente, enquanto espécies robustas são mais comuns em áreas abertas (CAVALHERI; BOTH; MARTINS, 2015).

De fato, nossos modelos mostram que o tipo de bioma—Amazônia ou Cerrado—tem uma forte influência em todos os três índices de diversidade, com valores mais baixos para todos os índices nas comunidades do Cerrado, em comparação com a Amazônia, indicando comunidades mais agrupadas. Esse agrupamento sugere que características ecológicas convergentes dominam as comunidades de serpentes do Cerrado, o que justifica a menor diversidade funcional, provavelmente devido a processos biogeográficos históricos e filtros ambientais que moldam as comunidades de serpentes no Neotrópico (CADLE; GREENE, 1993; CAVALHERI; BOTH; MARTINS, 2015; GUEDES; SAWAYA; ZIZKA; LAFFAN *et al.*, 2017). Em escalas temporais mais curtas, processos como o filtro ambiental e a competição desempenham papéis cruciais na formação de táxons locais. A menor PSV e FD

nas comunidades do Cerrado pode refletir a exclusão de espécies que não possuem características necessárias para sobreviver nesses ambientes de savana, evidenciada pelas diferenças na diversidade taxonômica entre os dois biomas. Curiosamente, mais da metade das espécies do nosso estudo (53%) pertencem a três linhagens dominantes no Neotrópico: Colubrinae, Dipsadinae e Xenodontinae. Embora todas as linhagens do estudo ocorram tanto na Amazônia quanto no Cerrado, as comunidades de floresta tropical apresentam maior riqueza de espécies, especialmente de Colubrinae, Dipsadinae e Elapidae. Em contraste, as comunidades do Cerrado são predominantemente dominadas por Xenodontinae (Figura 5), impulsionando padrões de convergência de características e agrupamento filogenético.

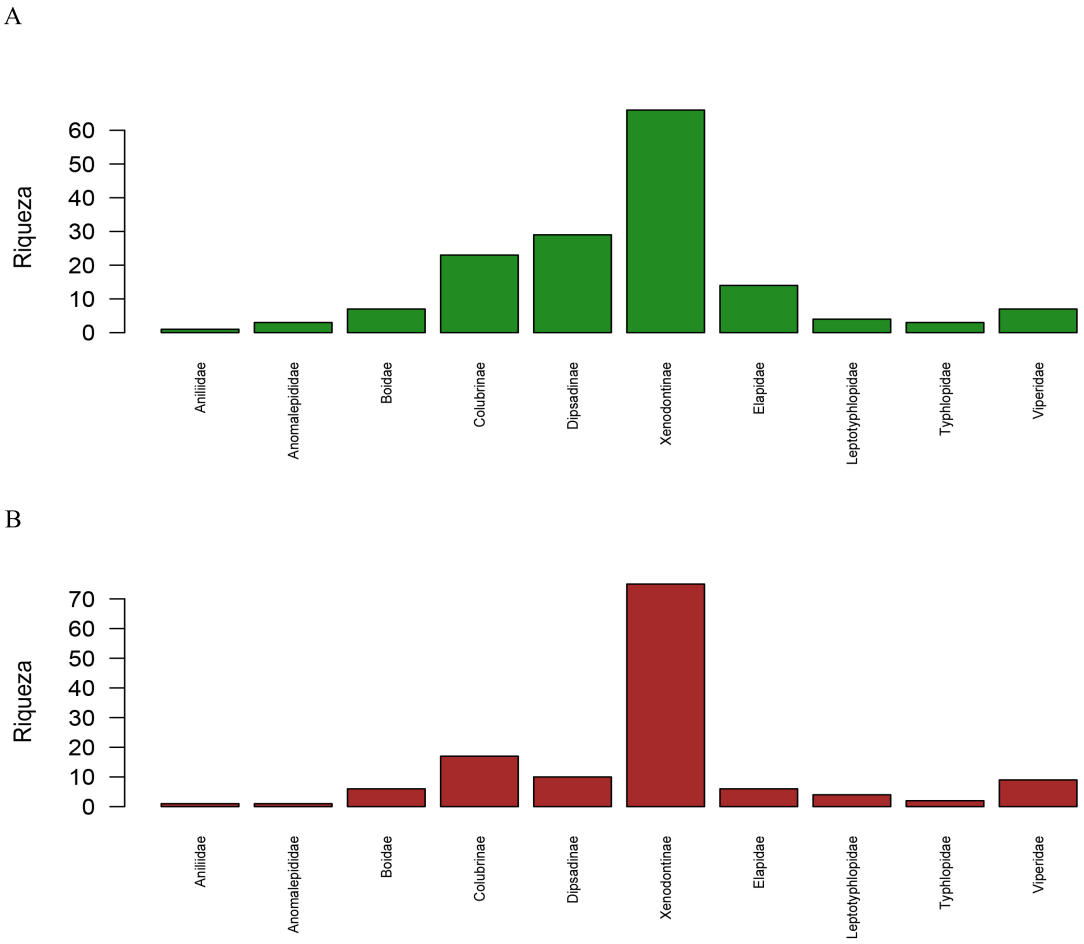


Figura 5. A riqueza de espécies por grupo de serpentes foi registrada no estudo. A) Riqueza para grupos de serpentes na Amazônia; B) Riqueza para grupos de serpentes no Cerrado.

A estrutura filogenética observada e os padrões de distribuição das espécies nos dois biomas estão intimamente ligados às preferências ecológicas de habitat dessas linhagens dominantes de serpentes (Figura 6). As espécies de Colubrinae, por exemplo, são predominantemente arbóreas, prosperando nos habitats florestais da Amazônia, onde a estrutura da vegetação e a estratificação vertical oferecem nichos diversos. Em contraste, as espécies de Xenodontinae são mais terrestres, ocupando as paisagens abertas do Cerrado. Os Dipsadinae, sendo principalmente fossoriais, são mais variados na Floresta Amazônica. A distribuição das espécies e os limites de seu alcance são moldados por uma combinação de fatores bióticos e abióticos, incluindo movimentação, dinâmica populacional e tolerâncias fisiológicas (GOUVEIA; HORTAL; TEJEDO; DUARTE *et al.*, 2014). Esses fatores ajudam a aumentar a riqueza local de espécies, permitindo que táxons especializados prosperem em seus habitats escolhidos (PIANKA, 1994). O filtro ambiental ainda molda mais a distribuição das espécies, contribuindo para a formação de filorregiões heterogêneas com uma regionalização bem definida (DARU; ELLIOTT; PARK; DAVIES, 2017). Essas adaptações ecológicas e fisiológicas combinadas, juntamente com o comportamento de forrageamento, explicam os distintos padrões de diversidade filogenética observados ao longo do gradiente dos biomas. Essas observações estão em consonância com informações anteriores de que, no norte da América do Sul, as três principais linhagens se sobrepõem, criando uma estrutura de dispersão filogenética em baixas altitudes (Amazônia) e um agrupamento filogenético em altitudes mais altas (Cerrado) (CADLE; GREENE, 1993; CAVALHERI; BOTH; MARTINS, 2015).

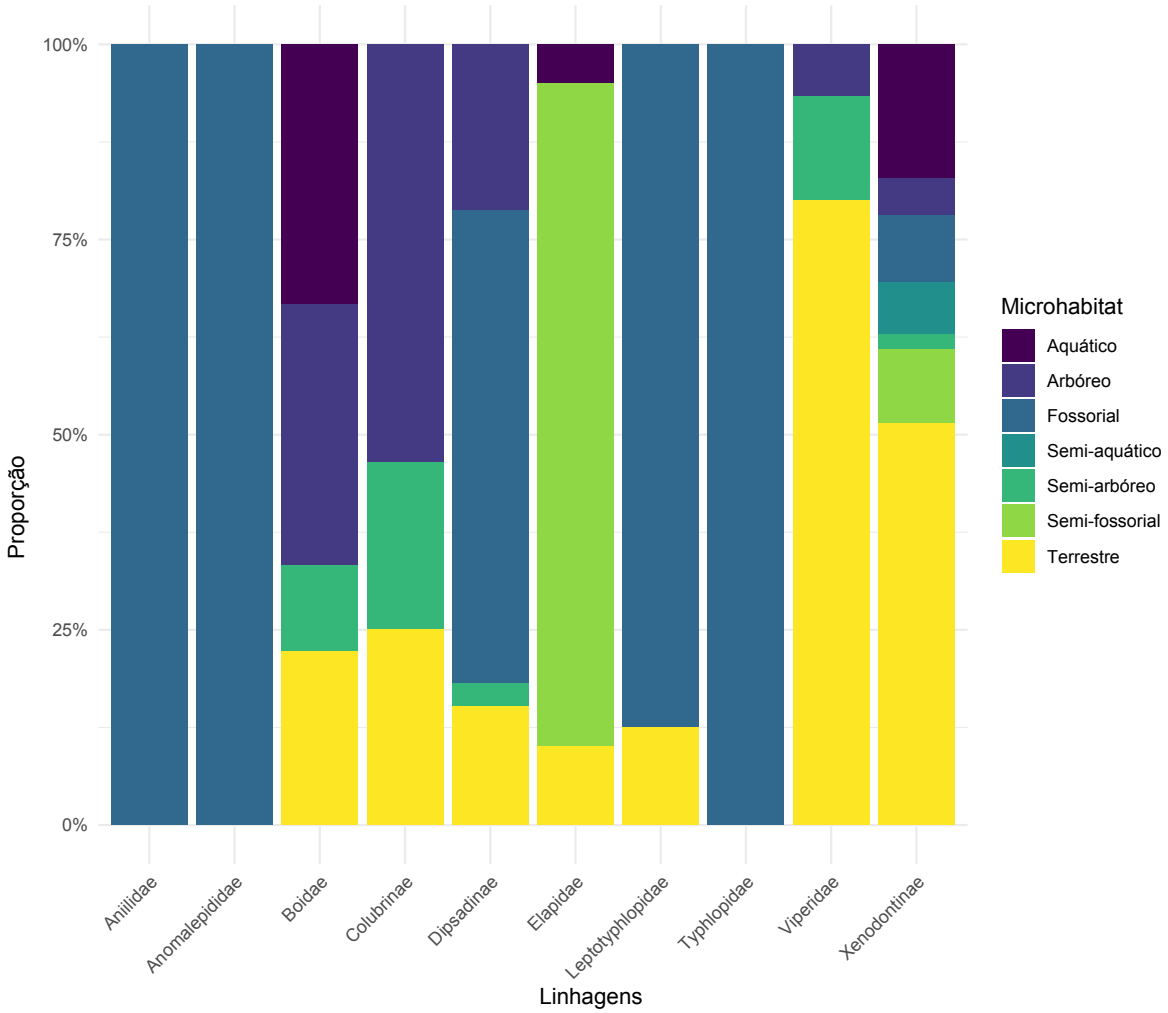


Figura 6. Proporção do uso de microhabitat pelas linhagens de serpentes registradas no estudo.

Embora a diversidade filogenética possa mostrar tendências fortes em grandes escalas geográficas, ela não captura completamente os processos que impulsionam a rotatividade da comunidade e as diferenças regionais, especialmente quando os padrões de traços divergem das expectativas filogenéticas (BURBRINK; MYERS, 2015). Nossos achados mostram que as comunidades de serpentes nas áreas centrais de ambos os biomas exibem mudanças opostas na diversidade funcional à medida que a distância ao centróide aumenta, apesar de ambos os centróides apresentarem maior diversidade filogenética geral. A maior variabilidade filogenética de espécies (PSV) observada na Amazônia central, juntamente com a menor diversidade funcional, sugere que essa região serve como um refúgio para linhagens diversas que coexistem com considerável redundância funcional. Esse padrão provavelmente reflete a estabilidade ecológica da Amazônia central, onde condições relativamente homogêneas podem não impulsionar uma forte divergência funcional, permitindo que espécies de diferentes origens evolutivas desempenhem funções ecológicas semelhantes. No entanto, à medida que a distância do núcleo aumenta, particularmente em direção às encostas dos Andes a oeste e às florestas sazonais secas ao sul, a diversidade funcional aumenta. Essa tendência provavelmente resulta de uma maior heterogeneidade de habitat e variação sazonal nessas regiões periféricas, que podem fomentar a diferenciação de nicho e a divergência de traços adaptativos em resposta a pressões ambientais mais variáveis. A hipótese dos Refúgios Pleistocênicos (HAFFER, 1969; VANZOLINI; WILLIAMS, 1970) fornece uma explicação potencial. Ela postula que as oscilações climáticas durante o Quaternário causaram expansões e contrações das florestas, isolando espécies em refúgios florestais estáveis, enquanto as áreas circundantes se tornaram inabitáveis (SIMPSON; HAFFER, 1978). Um padrão semelhante de estabilidade foi proposto para as áreas centrais do Cerrado (FENKER; DOMINGOS; TEDESCHI; ROSAUER *et al.*, 2020; WERNECK; COSTA; COLLI; PRADO *et al.*, 2011; WERNECK; NOGUEIRA; COLLI; SITES JR *et al.*, 2012) onde as condições ambientais permaneceram relativamente estáveis por pelo menos 120.000 anos. Essa estabilidade a longo prazo, combinada com a alta heterogeneidade da paisagem característica do Cerrado, que inclui um mosaico de campos abertos e ambientes florestais (RIBEIRO; WALTER, 2008), provavelmente desempenhou um papel fundamental na formação da sobredispersão filogenética e diversidade funcional nas áreas centrais. A presença de habitats diversos no núcleo provavelmente facilitou a retenção e coexistência de linhagens evolutivas profundas, cada uma adaptada a microhabitats

diferentes, impulsionando a divergência fenotípica e a diferenciação de nicho. Essa heterogeneidade ambiental pode ter permitido que as espécies explorassem uma ampla gama de estratégias ecológicas, contribuindo para a maior diversidade funcional observada no centróide. Em contraste, o aumento da distância do núcleo está associado a uma maior instabilidade ambiental e fragmentação de habitat, onde as espécies enfrentam condições mais homogêneas e extremas. Essa instabilidade ecológica provavelmente leva ao agrupamento filogenético e convergência funcional, à medida que espécies com adaptações semelhantes dominam esses ambientes menos diversos e mais estressantes.

Todos os índices de diversidade mostraram uma relação significativa com a variação diurna média (bio02) das variáveis bioclimáticas. Essa variável climática é calculada como a média das variações diurnas mensais de temperatura, onde cada variação mensal é a diferença entre a temperatura máxima e mínima do mês. Um valor mais alto de bio02 indicaria uma maior diferença entre as temperaturas diurnas e noturnas, enquanto um valor mais baixo sugeriria uma temperatura mais estável ao longo do dia. A forte relação entre os índices de diversidade e a temperatura é intuitiva, pois as serpentes são animais ectotérmicos, o que significa que suas funções fisiológicas fundamentais — como locomoção, crescimento e reprodução — são altamente influenciadas pela temperatura ambiental. Consequentemente, manter a temperatura corporal dentro dos limites ótimos é crucial para a sobrevivência e resiliência dos ectotérmicos (HUEY; DEUTSCH; TEWKSBURY; VITT *et al.*, 2009; MACHADO; CAETANO; CAVALCANTE; MILES *et al.*, 2023). O impacto negativo da temperatura sobre a diversidade funcional e taxonômica sugere uma baixa tolerância das espécies às flutuações de temperatura, um padrão comumente observado em ectotérmicos tropicais (DEUTSCH; TEWKSBURY; HUEY; SHELDON *et al.*, 2008; HUEY; DEUTSCH; TEWKSBURY; VITT *et al.*, 2009; SINERVO; MÉNDEZ-DE-LA-CRUZ; MILES; HEULIN *et al.*, 2010). Portanto, zonas com temperaturas mais estáveis favorecem maior diversidade taxonômica e funcional. Em contrapartida, a variabilidade filogenética de espécies (PSV) exibiu a tendência oposta para o tipo de região, com valores mais altos para as comunidades da Amazônia e valores mais baixos para as comunidades do Cerrado em resposta a maiores variações de temperatura. Esse padrão pode ser explicado pelas distintas origens evolutivas e diversificação de cada linhagem principal presente nas comunidades, conforme discutido anteriormente, e pelas diferenças na estrutura vegetacional dos dois biomas. Primeiramente, a temperatura do corpo, a tolerância térmica ao intervalo de temperatura ótimo e a temperatura máxima controlada dos esquamatos apresentam fortes sinais filogenéticos (HUEY, 1982; HUEY; DEUTSCH; TEWKSBURY;

VITT *et al.*, 2009), de forma que as comunidades da Amazônia são mais filogeneticamente diversas do que as do Cerrado, e como consequência, elas conseguem suportar grandes variações de temperatura. Em segundo lugar, a tolerância térmica diminui com o aumento da latitude (HUEY; DEUTSCH; TEWKSBURY; VITT *et al.*, 2009). Terceiro, a Floresta Amazônica é um ecossistema dominado em grande parte por florestas densas, o que oferece mais microhabitats que podem ser usados para evitar maiores mudanças de temperatura. Em contraste, o bioma Cerrado possui vários habitats abertos, que podem aumentar os efeitos diretos de maiores mudanças de temperatura e selecionar apenas as espécies que conseguem tolerá-las, levando a um agrupamento filogenético. Estudos mais detalhados sobre as tolerâncias térmicas das serpentes são necessários para elucidar a interação entre o papel das adaptações evolutivas e ecológicas desse grupo.

A relação positiva entre a precipitação do mês mais chuvoso e a variabilidade filogenética das espécies, juntamente com a diversidade funcional, sugere que o aumento das chuvas favorece condições ecológicas que suportam uma maior variedade filogenética de espécies, possivelmente ao promover a diversidade de presas e a complexidade do habitat. As serpentes, com suas notáveis adaptações evolutivas para explorar uma ampla gama de presas e habitat (TITLE; SINGHAL; GRUNDLER; COSTA *et al.*, 2024), podem se beneficiar da variabilidade sazonal na abundância de presas, que está intimamente ligada aos padrões de precipitação. Os regimes contrastantes de precipitação entre o Cerrado e a Amazônia oferecem importantes insights sobre as diferentes relações entre as chuvas e a diversidade das comunidades de serpentes. O Cerrado é caracterizado por uma sazonalidade acentuada, com uma estação chuvosa durante o verão e uma estação seca no inverno (NIMER, 1989). Essa variação sazonal provavelmente impulsiona flutuações na disponibilidade de presas, especialmente porque muitos lagartos e anfíbios — as principais presas das serpentes — dependem das chuvas para reprodução e sobrevivência (GODINHO, 2019; ODA; BASTOS; SÁ LIMA, 2009). Durante os meses de verão chuvoso, a diversidade e a abundância de presas aumentam, criando condições favoráveis para grupos de alta diversidade funcional entre as serpentes. Por outro lado, a chuva durante a estação seca (inverno) pode representar um pico de recursos em meses de escassez severa, levando a diferentes grupos funcionais a se destacarem mais, como indicado pela relação positiva entre a precipitação do trimestre mais frio.

Por outro lado, nossos modelos mostraram uma menor diversidade taxonômica para as comunidades do Cerrado quando a precipitação do trimestre mais quente é maior. De fato, no início da estação chuvosa, temos temperaturas mais altas e elevados níveis de

precipitação. A precipitação excessiva durante esse período pode levar ao encharcamento, inundação ou saturação do solo, o que pode reduzir a disponibilidade de habitats adequados para certas espécies de serpentes. Áreas alagadas podem limitar a diversidade de habitats, favorecendo espécies mais adaptadas a condições úmidas, enquanto excluem outras, reduzindo assim a diversidade taxonômica. Distúrbios causados por inundações têm sido apontados como um importante fator influente na diversidade de espécies tradicionais das comunidades (GERISCH; AGOSTINELLI; HENLE; DZIOCK, 2012; LYTLE; POFF, 2004; PIATTI; ROSAUER; DE C. NOGUEIRA; STRUSSMANN *et al.*, 2019). Em contraste, a Amazônia, com seu clima equatorial, experimenta chuvas excessivas durante todo o ano, levando a condições ecológicas mais consistentes, mas potencialmente menos variáveis sazonalmente, o que pode favorecer a diversidade taxonômica de serpentes durante os meses mais quentes.

3.5. CONCLUSÃO

Em resumo, nosso estudo destaca o papel crucial tanto dos biomas Cerrado e Amazônia, quanto de seu ecótono de transição, na formação da diversidade de espécies de serpentes no Brasil. A identificação de aproximadamente 53% da diversidade total do país sublinha a importância dessas regiões como hotspots de biodiversidade. A diversidade taxonômica pronunciada próxima ao ecótono apoia a ideia de que ambientes de transição podem concentrar a riqueza de espécies, impulsionada pela heterogeneidade ambiental, seleção de habitat e troca de espécies entre os dois biomas. Além disso, nossos resultados revelam que o tipo de bioma influencia significativamente o agrupamento filogenético e a diversidade funcional, com as comunidades do Cerrado exibindo uma diversidade menor devido a características ecológicas convergentes. A interação entre variáveis climáticas, particularmente temperatura e precipitação, emerge como um fator chave na estruturação das comunidades, destacando como espécies ectotérmicas, como as serpentes, são sensíveis às flutuações nas condições ambientais. A maior variabilidade filogenética de espécies na Amazônia reflete um ambiente ecológico mais estável que favorece a coexistência de linhagens diversas, enquanto o aumento da precipitação no Cerrado durante o trimestre mais quente pode levar a distúrbios nos habitats que reduzem a diversidade taxonômica. No geral, esses padrões enfatizam a relação intrincada entre dinâmicas ecológicas, história evolutiva e fatores ambientais na formação das comunidades de serpentes desses dois biomas distintos,

sugerindo que mudanças contínuas no clima e no habitat podem impactar ainda mais sua biodiversidade.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABADIA, A. C.; LENZA, E.; MEWS, H. A.; MARACAHIPES-SANTOS, L. *et al.* Savannas on two different substrates in Brazil have a similar species diversity, but distinct edaphic conditions and species composition. **Brazilian Journal of Botany**, 41, n. 1, p. 57-64, 2018/03/01 2018.

ABADIA, A. C.; MEWS, H. A.; PINTO, J. R. R.; VIEIRA, T. B. *et al.* Ecological thresholds in Brazilian savanna: Environmental conditions modulating the composition of woody species in different substrates. **Flora**, 299, p. 152210, 2023/02/01/ 2023.

ACKERLY, D. D.; THOMAS, W. W.; FERREIRA, C. A. C.; PIRANI, J. R. The forest-cerrado transition zone in southern Amazonia: Results of the 1985 Projeto Flora Amazônica expedition to Mato Grosso. **Brittonia**, 41, n. 2, p. 113-128, 1989/04/01 1989.

AKANI, G. C.; BARIEENEE, I. F.; CAPIZZI, D.; LUISELLI, L. Snake communities of moist rainforest and derived savanna sites of Nigeria: biodiversity patterns and conservation priorities. **Biodiversity & Conservation**, 8, n. 5, p. 629-642, 1999/05/01 1999.

ALVARENGA, J. M.; VIEIRA, C. R.; GODINHO, L. B.; CAMPELO, P. H. *et al.* Spatial-temporal dynamics of Neotropical velvet ant (Hymenoptera: Mutillidae) communities along a forest-savanna gradient. **PLOS ONE**, 12, n. 10, p. e0187142, 2017.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

BARTÓN, K. MuMIn: Multi-Model Inference. 2024.

BASTOS, E. G. M.; ARAÚJO, A. F. B.; SILVA, H. L. R. Records of the rattlesnakes *Crotalus durissus terrificus* (Laurenti) (Serpentes, Viperidae) in the State of Rio de Janeiro, Brazil: a possible case of invasion facilited by deforestation. **Revista Brasileira de Zoologia**, 22, n. 3, p. 812-815, 2005.

BEŁCIK, M.; LENDA, M.; AMANO, T.; SKÓRKA, P. Different response of the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of birds to forest fragmentation. **Scientific Reports**, 10, n. 1, p. 20320, 2020/11/23 2020.

BERNARDE, P. S.; ABE, A. S. A snake community at Espigão do Oeste, Rondônia, southwestern Amazon, Brazil. **South American Journal of Herpetology**, 1, n. 2, p. 102-113, 112, 2006.

BEUCHLE, R.; GRECCHI, R. C.; SHIMABUKURO, Y. E.; SELIGER, R. *et al.* Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. **Applied Geography**, 58, p. 116-127, 2015/03/01/ 2015.

BIVAND, R.; LEWIN-KOH, N. **Package "Maptools": Tools for reading and handling spatial objects**. Versão R Package Version 0.8-10. 2011.

BROOKS, T.; BALMFORD, A.; BURGESS, N.; FJELDSÅ, J. *et al.* Toward a blueprint for conservation in Africa. **BioScience**, 51, n. 8, p. 613-624, 612, 2001.

BURBRINK, F. T.; MYERS, A. E. Both traits and phylogenetic history influence community structure in snakes over steep environmental gradients. **Ecography**, 38, n. 10, p. 1036-1048, 2015.

BUTLER, R. A. **Amazon Destruction**. The Tropical Rainforest - information on tropical forests, deforestation, and biodiversity, 2019. Disponível em: https://rainforests.mongabay.com/amazon/amazon_destruction.html. Acesso em: 05/31/2021.

CADLE, J. E.; GREENE, H. W. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. *In*: RICKLEFS, R. E. e SCHLUTER, D. (Ed.). **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: University of Chicago, 1993. p. 281-293.

CARDINALE, B. J.; GONZALEZ, A.; ALLINGTON, G. R. H.; LOREAU, M. Is local biodiversity declining or not? A summary of the debate over analysis of species richness time trends. **Biological Conservation**, 219, p. 175-183, 2018/03/01/ 2018.

CARVALHO, M. A. **Composição e história natural de uma comunidade de serpentes em área de transição Amazônia-Cerrado, ecorregião florestas secas de Mato Grosso, município de Claudia, Mato Grosso, Brasil**. 2006. (Doctor) - Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

CASTRO, A. A. J. F.; CASTRO, N. M. C. F.; COSTA, J. M.; FARIAS, R. R. S. *et al.* Cerrados marginais do nordeste e ecótonos associados. **Revista Brasileira de Biociências**, 5, p. 273-275, 2007.

CAVALHERI, H.; BOTH, C.; MARTINS, M. The interplay between environmental filtering and spatial processes in structuring communities: the case of neotropical snake communities. **PLOS ONE**, 10, n. 6, p. e0127959, 2015.

CEBALLOS, G.; EHRLICH, P. R.; BARNOSKY, A. D.; GARCÍA, A. *et al.* Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. **Science Advances**, 1, n. 5, p. e1400253, 2015.

CHAO, A.; GOTELLI, N. J.; HSIEH, T. C.; SANDER, E. L. *et al.* Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, 84, n. 1, p. 45-67, 2014.

CHAVE, J. Neutral theory and community ecology. **Ecology Letters**, 7, n. 3, p. 241-253, 2004.

CLAPPERTON, C. M. Nature of environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 101, n. 3, p. 189-208, 1993/04/01/ 1993.

COLLI, G. R.; FRANÇA, F. G. R.; MESQUITA, D. O.; PANTOJA, D. L. Répteis da Trijunção e o itinerário de Spix e Martius entre o São Francisco e o Vão do Paranã. *In*: BRANDÃO, R. A.;BRANDÃO, R. D. F.*, et al* (Ed.). **História Natural do Sertão da Trijunção do Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste do Brasil**. São Paulo: PerSE, 2020. p. 128-147.

COLLI, G. R.; VIEIRA, C. R.; DIANESE, J. C. Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. **Biodiversity and Conservation**, 29, n. 5, p. 1465-1475, 2020/04/01 2020.

COLLINS, S. L.; MICHELI, F.; HARTT, L. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. **Oikos**, 91, n. 2, p. 285-293, 2000.

COLLINS, S. L.; SUDING, K. N.; CLELAND, E. E.; BATTY, M. *et al.* Rank clocks and plant community dynamics. **Ecology**, 89, n. 12, p. 3534-3541, 2008.

COLOMBO, E. H.; MARTÍNEZ-GARCÍA, R.; LÓPEZ, C.; HERNÁNDEZ-GARCÍA, E. Spatial eco-evolutionary feedbacks mediate coexistence in prey-predator systems. **Scientific Reports**, 9, n. 1, p. 18161, 2019/12/03 2019.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, 87, n. 6, p. 1465-1471, 2006.

COSTA, H. C.; GUEDES, T. B.; BÉRNILS, R. S. Lista brasileira de répteis: padrões e tendências. **Herpetologia Brasileira**, 10, n. 3, p. 110-279, 2021.

CUNHA, O. R.; NASCIMENTO, F. P. Ofídios da Amazônia: As cobras da região leste do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, 9, n. 1, p. 1-191, 1993.

DARU, B. H.; ELLIOTT, T. L.; PARK, D. S.; DAVIES, T. J. Understanding the processes underpinning patterns of phylogenetic regionalization. **Trends in Ecology & Evolution**, 32, n. 11, p. 845-860, 2017/11/01/ 2017.

DE FRAGA, R.; FERRÃO, M.; STOW, A. J.; MAGNUSSON, W. E. *et al.* Different environmental gradients affect different measures of snake β-diversity in the Amazon rainforests. **PeerJ**, 6, p. e5628, 2018/09/24 2018.

DE MAZANCOURT, C.; ISBELL, F.; LAROCQUE, A.; BERENDSE, F. *et al.* Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. **Ecology Letters**, 16, n. 5, p. 617-625, 2013.

DEUTSCH, C. A.; TEWKSBURY, J. J.; HUEY, R. B.; SHELDON, K. S. *et al.* Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 105, n. 18, p. 6668-6672, 2008.

DI CASTRI, F.; HANSEN, A. J.; HOLLAND, M. M.; SCIENCES, I. U. O. B. **A New Look at Ecotones: Emerging International Projects on Landscape Boundaries**. International Union of Biological Sciences, 1988.

DIRZO, R.; YOUNG, H. S.; GALETTI, M.; CEBALLOS, G. *et al.* Defaunation in the Anthropocene. **Science**, 345, n. 6195, p. 401-406, 2014.

DUELLMAN, W. E. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. **Miscellaneous Publication**, n. 65, p. 1-352, 1978.

DUPUTIÉ, A.; ZIMMERMANN, N. E.; CHUINE, I. Where are the wild things? Why we need better data on species distribution. **Global Ecology and Biogeography**, 23, n. 4, p. 457-467, 2014.

ENIANG, E. A.; EBIN, C. O.; LUISELLI, L. On the composition of the snake fauna of Okwangwo Division of Cross River National Park, a hilly forest-savanna ransition zone in south eastern Nigeria. **Herpetozoa**, 15, p. 79-92, 2002.

ENIANG, E. A.; IJEOMAH, H. M. Diversity of ophidian species In Oban division of the Cross river national park, Nigeria. **PAT**, 7, n. 1, p. 188-201, 2011.

ENIANG, E. A.; LUISELLI, L. Ikpan wetland rainforest: An area of high biodiversity importance in south-eastern Nigeria. **Revue D Ecologie**, 57, n. 1, p. 19-28, 2002.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. **Journal of Applied Ecology**, 43, n. 3, p. 527-536, 2006.

FEARNSIDE, P. Deforestation of the Brazilian Amazon. : Oxford University Press 2017.

FEARNSIDE, P. M. Deforestation in Brazilian Amazonia: History, rates, and consequences. **Conservation Biology**, 19, n. 3, p. 680-688, 2005.

FEARNSIDE, P. M.; BARBOSA, R. I. Avoided deforestation in Amazonia as a global warming mitigation measure: The case of Mato Grosso. **World Resource Review**, 15, n. 3, p. 352-361, 2003.

FENKER, J.; DOMINGOS, F. M. C. B.; TEDESCHI, L. G.; ROSAUER, D. F. *et al.* Evolutionary history of Neotropical savannas geographically concentrates species, phylogenetic and functional diversity of lizards. **Journal of Biogeography**, 47, n. 5, p. 1130-1142, 2020.

FERRANTE, L.; FEARNSIDE, P. M. Brazil's new president and 'ruralists' threaten Amazonia's environment, traditional peoples and the global climate. **Environmental Conservation**, 46, n. 4, p. 261-263, 2019.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017.

FRANÇA, F. G. R.; BRAZ, V. S. Diversity, activity patterns, and habitat use of the snake fauna of Chapada dos Veadeiros National Park in Central Brazil. **Biota Neotropica**, 13, n. 1, p. 75-84, 2013.

FRANÇOSO, R. D.; DEXTER, K. G.; MACHADO, R. B.; PENNINGTON, R. T. *et al.* Delimiting floristic biogeographic districts in the Cerrado and assessing their conservation status. **Biodiversity and Conservation**, 29, n. 5, p. 1477-1500, 2020/04/01 2020.

FRAZÃO, L.; OLIVEIRA, M. E.; MENIN, M.; CAMPOS, J. *et al.* Species richness and composition of snake assemblages in poorly accessible areas in the Brazilian Amazonia. **Biota Neotropica**, 20, 2020.

FREEDMAN, A. H.; BUERMANN, W.; LEBRETON, M.; CHIRIO, L. *et al.* Modeling the effects of anthropogenic habitat change on savanna snake invasions into African rainforest. **Conservation Biology**, 23, n. 1, p. 81-92, Feb 2009.

GAINSBURY, A. M.; COLLI, G. R. Lizard Assemblages from Natural Cerrado Enclaves in Southwestern Amazonia: The Role of Stochastic Extinctions and Isolation. **Biotropica**, 35, n. 4, p. 503-519, 517, 2003.

GAO, Y.; REITZ, S. R. Emerging themes in our understanding of species displacements. **Annual Review of Entomology**, 62, n. 1, p. 165-183, 2017/01/31 2017.

GERISCH, M.; AGOSTINELLI, V.; HENLE, K.; DZIOCK, F. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. **Oikos**, 121, n. 4, p. 508-515, 2012.

GODINHO, L. B. **Lagartos da transição Cerrado-Amazônia: Dinâmica de comunidades e risco de extinções induzidas por mudanças climáticas**. Orientador: COLLI, G. R. 2019. (Doctoral) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso, Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, MT.

GOLDSMITH, F. B. Multivariate Analyses of Tropical Grassland Communities in Mato Grosso, Brazil. **Journal of Biogeography**, 1, n. 2, p. 111-122, 1974.

GOTELLI, N. J.; SHIMADZU, H.; DORNELAS, M.; MCGILL, B. *et al.* Community-level regulation of temporal trends in biodiversity. **Science Advances**, 3, n. 7, p. 8, Jul 2017. Article.

GOUVEIA, S. F.; HORTAL, J.; TEJEDO, M.; DUARTE, H. *et al.* Climatic niche at physiological and macroecological scales: the thermal tolerance–geographical range interface and niche dimensionality. **Global Ecology and Biogeography**, 23, n. 4, p. 446-456, 2014.

GROSS, K.; CARDINALE, B. J.; FOX, J. W.; GONZALEZ, A. *et al.* Species richness and the temporal stability of biomass production: A new analysis of recent biodiversity experiments. **The American Naturalist**, 183, n. 1, p. 1-12, 2014.

GUEDES, T. B.; SAWAYA, R. J.; ZIZKA, A.; LAFFAN, S. *et al.* Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. **Global Ecology and Biogeography**, 27, n. 1, p. 14-21, 2017.

GUERIN, G. R.; BIFFIN, E.; LOWE, A. J. Spatial modelling of species turnover identifies climate ecotones, climate change tipping points and vulnerable taxonomic groups. **Ecography**, 36, n. 10, p. 1086-1096, 2013.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, 165, n. 3889, p. 131-137, 1969.

HALLETT, L. M.; HSU, J. S.; CLELAND, E. E.; COLLINS, S. L. *et al.* Biotic mechanisms of community stability shift along a precipitation gradient. **Ecology**, 95, n. 6, p. 1693-1700, Jun 2014. Article.

HALLETT, L. M.; JONES, S. K.; MACDONALD, A. A. M.; JONES, M. B. *et al.* CODYN: An R package of community dynamics metrics. **Methods in Ecology and Evolution**, 7, n. 10, p. 1146-1151, 2016.

HARMON-THREATT, A. N.; ACKERLY, D. D. Filtering across spatial scales: phylogeny, biogeography and community structure in bumble bees. **PLos One in press**, 8, n. 3, p. e60446, 2013.

HELMUS, MATTHEW R.; BLAND, THOMAS J.; WILLIAMS, CHRISTOPHER K.; IVES, ANTHONY R. Phylogenetic measures of biodiversity. **The American Naturalist**, 169, n. 3, p. E68-E83, 2007.

HELMUS, M. R.; IVES, A. R. Phylogenetic diversity–area curves. **Ecology**, 93, n. sp8, p. S31-S43, 2012.

HIJMANS, R. J.; BARBOSA, M.; GHOSH, A.; MANDEL, A. geodata: Download Geographic Data. 2024.

HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G. *et al.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.

HOULAHAN, J. E.; CURRIE, D. J.; COTTENIE, K.; CUMMING, G. S. *et al.* Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104, n. 9, p. 3273-3277, 2007.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. **iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity.** Versão R package version 3.0.1. 2020.

HUBBELL, S. P. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. **Coral Reefs**, 16, n. 1, p. S9-S21, 1997/06/01 1997.

HUEY, R. B. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. *In*: GANS, C. e POUGH, F. H. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. London, UK: Academic Press: Physiology, 1982. v. 12, p. 25-91.

HUEY, R. B.; DEUTSCH, C. A.; TEWKSBURY, J. J.; VITT, L. J. *et al.* Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 276, n. 1664, p. 1939-1948, 2009.

INPE - INSTITUTO DE PESQUISAS ESPACIAIS. 2017. Disponível em: http://www.inpe.br.

IVES, A. R.; GROSS, K.; KLUG, J. L. Stability and variability in competitive communities. **Science**, 286, n. 5439, p. 542-544, 1999.

JESUS, L. M. G.; GUEDES, J. J. M.; MOURA, M. R.; FEIO, R. N. *et al.* Environmental drivers of tropical forest snake phenology: Insights from citizen science. **Ecology and Evolution**, 13, n. 7, p. e10305, 2023/07/01 2023.

KEMBEL, S. W.; COWAN, P. D.; HELMUS, M. R.; CORNWELL, W. K. *et al.* Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

KERNAGHAN, G.; HARPER, K. A. Community structure of ectomycorrhizal fungi across an alpine/subalpine ecotone. **Ecography**, 24, n. 2, p. 181-188, 2001.

KIRKMAN, L. K.; DREW, M. B.; WEST, L. T.; BLOOD, E. R. Ecotone characterization between upland longleaf pine/wiregrass stands and seasonally-ponded isolated wetlands. **Wetlands**, 18, n. 3, p. 346-364, 1998/09/01 1998.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

KUHN, M. Building predictive models in R using the caret package. **Journal of Statistical Software**, 28, n. 5, p. 1 - 26, 11/10 2008.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, 91, n. 1, p. 299-305, 2010.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B. FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional diversity. 2014.

LEDO, R. M. D.; COLLI, G. R. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. **Journal of Biogeography**, 44, n. 11, p. 2551-2563, 2017.

LEHMAN, C. L.; TILMAN, D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. **Am Nat**, 156, n. 5, p. 534-552, Nov 2000.

LENZA, E.; MARTINS, J.; ABADIA, A. C.; GONÇALVES, L. A. *et al.* Diversity patterns reveal the singularities of the savanna woody flora in the Cerrado-Amazonia transition. **Biodiversity and Conservation**, 2024/06/25 2024.

LEWIS, S. L.; MASLIN, M. A. Defining the Anthropocene. **Nature**, 519, n. 7542, p. 171-180, 2015/03/01 2015.

LIVINGSTON, B. E. The distribution of the upland plant societies of Kent county, Michigan. **Botanical Gazette**, 35, n. 1, p. 36-55, 1903.

LOREAU, M.; DE MAZANCOURT, C. Species synchrony and its drivers: Neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. **The American Naturalist**, 172, n. 2, p. 48-E66, 2008.

LOREAU, M.; DE MAZANCOURT, C. Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. **Ecology Letters**, 16, n. s1, p. 106-115, 2013.

LYTLE, D. A.; POFF, N. L. Adaptation to natural flow regimes. **Trends in Ecology & Evolution**, 19, n. 2, p. 94-100, 2004/02/01/ 2004.

MACHADO, A. F.; NAKAMURA, G.; RITTER, C. D.; DUARTE, L. Spatiotemporal patterns of historical connections between Amazonian and Atlantic forests. **Biological Journal of the Linnean Society**, 142, n. 2, p. 155-166, 2023.

MACHADO, L. P. C.; CAETANO, G. H. O.; CAVALCANTE, V. H. L.; MILES, D. B. *et al.* Climate change shrinks environmental suitability for a viviparous Neotropical skink. **Conservation Science and Practice**, 5, n. 4, p. e12895, 2023.

MACHADO, R. B.; NETO, M. B. R.; PEREIRA, P. G. P.; CALDAS, E. F. *et al.* **Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro**. Conservação Internacional Brasil. Brasília, DF. 2004.

MAGURA, T. Ignoring functional and phylogenetic features masks the edge influence on ground beetle diversity across forest-grassland gradient. **Forest Ecology and Management**, 384, p. 371-377, 2017/01/15/ 2017.

MAGURRAN, A. E.; DEACON, A. E.; MOYES, F.; SHIMADZU, H. *et al.* Divergent biodiversity change within ecosystems. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 115, n. 8, p. 1843-1847, 2018.

MAGURRAN, A. E.; HENDERSON, P. A. More than the sum of the parts: annual partitioning within spatial guilds underpins community regulation. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, 285, n. 1883, p. 6, Jul 2018. Article.

MAPBIOMAS. **Projeto MapBiomas – Coleção [versão] da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil**. 2020. Disponível em: https://mapbiomas.org. Acesso em: 05/31/2021.

MARACAHIPES, L.; LENZA, E.; MARIMON, B. S.; OLIVEIRA, E. A. D. *et al.* Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Cerrado-Floresta Amazônica, Mato Grosso, Brasil. **Biota Neotropica**, 11, p. 133-141, 2011.

MARIMON, B. S.; DE S. LIMA, E.; DUARTE, T. G.; CHIEREGATTO, L. C. *et al.* Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. **Edinburgh Journal of Botany**, 63, n. 2-3, p. 323-341, 2006.

MARIMON, B. S.; FELFILI, J. M.; LIMA, E. D. S.; DUARTE, W. M. G. *et al.* Environmental determinants for natural regeneration of gallery forest at the Cerrado/Amazonia boundaries in Brazil. **Acta Amazonica**, 40, 2010.

MARQUES, E. Q.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; MARIMON, B. S.; MATRICARDI, E. A. T. *et al.* Redefining the Cerrado–Amazonia transition: Implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**, 29, n. 5, p. 1501-1517, 2020/04/01 2019.

MARRIS, E. The forgotten ecosystem. **Nature**, 437, n. 7061, p. 944-945, 2005/10/01 2005.

MATRICARDI, E. A. T.; SKOLE, D. L.; PEDLOWSKI, M. A.; CHOMENTOWSKI, W. Assessment of forest disturbances by selective logging and forest fires in the Brazilian Amazon using Landsat data. **International Journal of Remote Sensing**, 34, n. 4, p. 1057-1086, 2013/02/20 2013.

MÉIO, B. B.; FREITAS, C. V.; JATOBÁ, L.; SILVA, M. E. F. *et al.* Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado *sensu stricto*. **Brazilian Journal of Botany**, 26, 2003.

MENZIES, J. I. The snakes of Sierra Leone. **Copeia**, 1966, n. 2, p. 169-179, 1966.

MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; BROOKS, T. M.; PILGRIM, J. D. *et al.* Wilderness and biodiversity conservation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 100, n. 18, p. 10309, 2003.

MORANDI, P. S.; MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; RATTER, J. A. *et al.* Tree diversity and above-ground biomass in the South America Cerrado biome and their conservation implications. **Biodiversity and Conservation**, 29, n. 5, p. 1519-1536, 2020/04/01 2020.

MORANDI, P. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; DE OLIVEIRA, E. A.; REIS, S. M. *et al.* Vegetation succession in the Cerrado–Amazonian Forest Transition Zone of Mato Grosso State, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, 73, n. 1, p. 83-93, 2016.

MULLIN, S. J.; SEIGEL, R. A. **Snakes: *Ecology and Conservation***. 1 ed. Cornell University Press, 2009. 9780801445651.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B. *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, 403, n. 6772, p. 853-858, 2000/02/01 2000.

NAIMI, B.; HAMM, N. A. S.; GROEN, T. A.; SKIDMORE, A. K. *et al.* Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? **Ecography**, 37, n. 2, p. 191-203, 2014.

NIMER, E. **Climatologia do Brasil**. 2 ed. Rio de Janeiro: IBGE, 1989.

NOGUEIRA, C. C.; ARGÔLO, A. J. S.; ARZAMENDIA, V.; AZEVEDO, J. A. *et al.* Atlas of Brazilian Snakes: Verified point-locality maps to mitigate the Wallacean shortfall in a

megadiverse snake fauna. **South American Journal of Herpetology**, 14, n. sp1, p. 1-274, 274, 2019.

NOGUEIRA, E. M.; NELSON, B. W.; FEARNSIDE, P. M.; FRANÇA, M. B. *et al.* Tree height in Brazil's 'Arc of deforestation': Shorter trees in south and southwest Amazonia imply lower biomass. **Forest Ecology and Management**, 255, p. 2963-2972, 2008.

ODA, F. H.; BASTOS, R. P.; SÁ LIMA, M. A. D. C. Taxocenose de anfíbios anuros no Cerrado do Alto Tocantins, Niquelândia, estado de Goiás: Diversidade, distribuição local e sazonalidade. **Biota Neotropica**, 9, n. 4, p. 219-232, 2009.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Vegetation physiognomies and wood flora of the bioma Cerrado. *In*: OLIVEIRA, P. S. e MARQUIS, R. J. (Ed.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 91-120.

PAINE, C. E. T.; DEASEY, A.; DUTHIE, A. B. Towards the general mechanistic prediction of community dynamics. **Functional Ecology**, 32, n. 7, p. 1681-1692, 2018.

PARADIS, E.; SCHLIEP, K. ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. **Bioinformatics**, 35, n. 3, p. 526-528, 2018.

PARKER, W. S.; PLUMMER, M. V. Population ecology. *In*: SEIGEL, R. A.;COLLINS, J. T.*, et al* (Ed.). **Snakes: Ecology and Evolutionary Biology**. New York: McGraw-Hill, 1987.

PEBESMA, E. Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. **The R Journal**, 10, n. 1, p. 439-446, 2018.

PEBESMA, E.; BIVAND, R. **Spatial data science: With applications in R**. Chapman and Hall/CRC, 2023. DOI 10.1201/9780429459016. Disponível em: https://r-spatial.org/book/.

PEREIRA, M. R.; ROCHA, R. G.; FERREIRA, E.; FONSECA, C. Structure of Small Mammal Assemblages Across Flooded and Unflooded Gallery Forests of the Amazonia-Cerrado Ecotone. **Biotropica**, 45, n. 4, p. 489-496, 2013.

PESSENDA, L. C. R.; BOULET, R.; ARAVENA, R.; ROSOLEN, V. *et al.* Origin and dynamics of soil organic matter and vegetation changes during the Holocene in a forest-savanna transition zone, Brazilian Amazon region. **The Holocene**, 11, n. 2, p. 250-254, 2001.

PESSENDA, L. C. R.; GOUVEIA, S. E. M.; RIBEIRO, A. D. S.; DE OLIVEIRA, P. E. *et al.* Late Pleistocene and Holocene vegetation changes in northeastern Brazil determined from carbon isotopes and charcoal records in soils. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 297, n. 3, p. 597-608, 2010/11/20/ 2010.

PFEILSTICKER, T. R.; BUZATTI, R. S. O.; MUNIZ, A. C.; BUENO, M. L. *et al.* Genetic and functional leaf trait diversity throughout the distribution of two Cerrado tree species: Testing the centre-periphery hypothesis. **Journal of Biogeography**, 48, n. 9, p. 2258-2274, 2021.

PIANKA, E. R. Comparative ecology of *Varanus* in the Great Victoria Desert. **Australian Journal of Ecology**, 19, n. 4, p. 395-408, 1994.

PIATTI, L.; ROSAUER, D. F.; DE C. NOGUEIRA, C.; STRUSSMANN, C. *et al.* Snake diversity in floodplains of central South America: Is flood pulse the principal driver? **Acta Oecologica**, 97, p. 34-41, 2019/05/01/ 2019.

PIMM, S. L.; JENKINS, C. N.; ABELL, R.; BROOKS, T. M. *et al.* The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. **Science**, 344, n. 6187, p. 1246752, 2014.

PINHEIRO, L. C.; ABE, P. S.; BITAR, Y. O. C.; ALBARELLI, L. P. P. *et al.* Composition and ecological patterns of snake assemblages in an Amazon-Cerrado transition zone in Brazil. **Iheringia, Série Zoologia**, 105, n. 2, p. 147-156, 2015.

PINHEIRO, R. T.; DORNAS, T. Distribuição e conservação das aves na região do Cantão, Tocantins: ecótono Amazônia/Cerrado. **Biota Neotropica**, 9, p. 187-205, 2009.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021.

RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S. The cerrado of Brazilian Amazonia: A much endangered vegetation. *In*: POSEY, D. e BALICK, M. J. (Ed.). **Human Impacts on Amazonia: The Role of Traditional Ecological Knowledge in Conservation and Development**. New York: Columbia University Press, 2006. p. 85-97.

RATTER, J. A.; RICHARDS, P. W.; ARGENT, G.; GIFFORD, D. R. *et al.* Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo expedition area. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences**, 266, n. 880, p. 449-492, 1973.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *In*: SANO, S. M.;ALMEIDA, S. P.*, et al* (Ed.). **Cerrado ecologia e flora**. Brasília: Embrapa Cerrados, 2008. p. 151-212.

RICKLEFS, R. Disintegration of the ecological community. **The American Naturalist**, 172, n. 6, p. 741-750, 2008.

RICKLEFS, R. E. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. **Science**, 235, n. 4785, p. 167-171, 1987.

RIOS, C. H. V.; NOVELLI, I. A.; HUDSON, A. A.; COZENDEY, P. *et al.* Communities and occurrences of Squamata reptiles in different vegetations types of the Serra de São José, Minas Gerais, Brazil. **Biota Neotropica**, 17, n. 1, p. 1-11, 2017.

RISSER, P. G. The status of the science examining ecotones: A dynamic aspect of landscape is the area of steep gradients between more homogeneous vegetation associations. **BioScience**, 45, n. 5, p. 318-325, 1995.

ROCKSTRÖM, J.; STEFFEN, W.; NOONE, K.; PERSSON, Å. *et al.* A safe operating space for humanity. **Nature**, 461, n. 7263, p. 472-475, 2009/09/01 2009.

RUNNING, S. W. A measurable planetary boundary for the biosphere. **Science**, 337, n. 6101, p. 1458-1459, 2012.

SANO, E. E.; ROSA, R.; BRITO, J. L. S.; FERREIRA, L. G. Mapeamento semidetalhado do uso da terra do Bioma Cerrado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 43, p. 153-156, 2008.

SÃO PEDRO, V. A.; PIRES, M.-R. S. P. As Serpentes da região de Ouro Branco, extremo sul da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais. **Ceres**, 56, n. 2, p. 166-171, 2009.

SAZIMA, I. Natural history of the jararaca pitviper, *Bothrops jararaca*, in southeastern Brazil. *In*: CAMPBELL, J. A. e BRODIE JR., D. E. (Ed.). **Biology of the Pitvipers**. Tyler, Texas: Selva, 1992. v. 1, p. 199-216.

SAZIMA, I.; MARQUES, O. A reliable customer: Hunting site fidelity by an actively foraging Neotropical colubrid snake. **Herpetological Bulletin**, 99, p. 36-38, 2007.

SCHLUTER, D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. **Ecology**, 65, n. 3, p. 998-1005, 1984.

SENA, A.; CORRÊA, F.; QUINTELA, F. M. New record of the green vine snake *Oxybelis fulgidus* in the Cerrado of Mato Grosso, central Brazil: A significant shift from forest to savannah? **The Herpetological Bulletin**, 162, n. 2022, p. 21-22, 2022.

SILVA, F. A. M.; ASSAD, E. D.; EVANGELISTA, B. A. Caracterização climática do bioma Cerrado. *In*: SANO, S. M.;ALMEIDA, S. P.*, et al* (Ed.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. Planaltina: Embrapa-CPAC, 2008. p. 71-87.

SILVA, J. F.; FARIÑAS, M. R.; FELFILI, J. M.; KLINK, C. A. Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. **Journal of Biogeography**, 33, n. 3, p. 536-548, 2006.

SIMPSON, B. B.; HAFFER, J. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 9, p. 497-518, 1978.

SINERVO, B.; MÉNDEZ-DE-LA-CRUZ, F.; MILES, D. B.; HEULIN, B. *et al.* Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. **Science**, 328, n. 5980, p. 894-899, 2010.

SITES, J. W. J.; REEDER, T. W.; WIENS, J. J. Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: Sex, birth, bodies, niches, and venom. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 42, n. 1, p. 227-244, 2011.

SMITH, T. B.; WAYNE, R. K.; GIRMAN, D. J.; BRUFORD, M. W. A role for ecotones in genetaring rainforest biodiversity. **Science**, 276, p. 1855-1857, 1997.

SOMENZARI, M.; SILVEIRA, L. F.; PIACENTINI, V. D. Q.; REGO, M. A. *et al.* Birds of an Amazônia-Cerrado ecotone in southern Pará, Brazil, and the efficiency in associating multiple methods in avifaunal inventories. **Revista Brasileira de Ornitologia**, 19, n. 2, p. 260-273, 2011.

STEEN, D. A. Snakes in the grass: Secretive natural histories defy both conventional and progressive statistics. **Herpetological Conservation and Biology**, 5, n. 2, p. 183-188, 2010.

STEFFEN, W.; GRINEVALD, J.; CRUTZEN, P.; MCNEILL, J. The Anthropocene: Conceptual and historical perspectives. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, 369, n. 1938, p. 842-867, 2011.

STRÜSSMANN, C.; SAZIMA, I. The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, western Brazil: Faunal composition and ecological summary. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 28, n. 3, p. 157-168, 1993/09/01 1993.

TILMAN, D.; CLARK, M.; WILLIAMS, D. R.; KIMMEL, K. *et al.* Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. **Nature**, 546, n. 7656, p. 73-81, 2017/06/01 2017.

TILMAN, D.; LEHMAN, CLARENCE L.; BRISTOW, CHARLES E. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? **The American Naturalist**, 151, n. 3, p. 277-282, 1998.

TILMAN, D.; REICH, P. B.; KNOPS, J. M. H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. **Nature**, 441, n. 7093, p. 629-632, 2006/06/01 2006.

TITLE, P. O.; SINGHAL, S.; GRUNDLER, M. C.; COSTA, G. C. *et al.* The macroevolutionary singularity of snakes. **Science**, 383, n. 6685, p. 918-923, 2024.

TONINI, J. F. R.; BEARD, K. H.; FERREIRA, R. B.; JETZ, W. *et al.* Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. **Biological Conservation**, 204, p. 23-31, 2016/12/01/ 2016.

TORELLO-RAVENTOS, M.; FELDPAUSCH, T. R.; VEENENDAAL, E.; SCHRODT, F. *et al.* On the delineation of tropical vegetation types with an emphasis on forest/savanna transitions. **Plant Ecology & Diversity**, 6, n. 1, p. 101-137, 2013/03/01 2013.

TURCI, L. C. B.; ALBUQUERQUE, S. D.; BERNARDE, P. S.; MIRANDA, D. B. Uso do hábitat, atividade e comportamento de *Bothriopsis bilineatus* e de *Bothrops atrox* (Serpentes: Viperidae) na floresta do Rio Moa, Acre, Brasil. **Biota Neotropica**, 9, p. 197-206, 2009.

TURNER, F. B. The dynamics of population of squamates and crocodilians. *In*: GANS, C. e TINKLE, D. W. (Ed.). **Biology of the Reptilia**. New York: Academic Press, 1977. p. 157-264.

URBINA-CARDONA, J. N.; OLIVARES-PÉREZ, M.; REYNOSO, V. H. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. **Biological Conservation**, 136, n. 2006, p. 61-75, 2006.

VALDUJO, P. H.; SILVANO, D. L.; COLLI, G.; MARTINS, M. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical hotspot. **South American Journal of Herpetology**, 7, n. 2, p. 63-78, 2012.

VAN DER MAAREL, E. Ecotones and ecoclines are different. **Journal of Vegetation Science**, 1, n. 1, p. 135-138, 1990.

VANZOLINI, P. E.; WILLIAMS, E. E. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia**, 19, n. 1-298, 1970.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**, 85, n. 2, p. 183-206, 2010/06/01 2010.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.

VITT, L. J.; VANGILDER, L. D. Ecology of a snake community in northeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 4, p. 273-296, 1983.

WALLACE, A. R. **The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface**. London: Macmillan and Co, 1876.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WERNECK, F. P.; COSTA, G. C.; COLLI, G. R.; PRADO, D. E. *et al.* Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: New insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidencegeb. **Global Ecology and Biogeography**, 20, n. 2, p. 272-288, 2011.

WERNECK, F. P.; NOGUEIRA, C.; COLLI, G. R.; SITES JR, J. W. *et al.* Climatic stability in the Brazilian Cerrado: Implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. **Journal of Biogeography**, 39, n. 9, p. 1695-1706, 2012.

WICKHAM, H. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.** New York: Springer-Verlag New York, 2016. 978-3-319-24277-4.

WILSON, D. S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. **Ecology**, 73, n. 6, p. 1984-2000, 1992.

YACHI, S.; LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 96, n. 4, p. 1463-1468, 1999.

YU, G. **scatterpie: Scatter Pie Plot**. Versão R package version 0.2.3. CRAN: CRAN, 2024.