



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ROMANA AGUIAR ANDRADE

BAIXA EXIGÊNCIA NA SELEÇÃO DE SÍTIOS DE OVIPOSIÇÃO COMO
DETERMINANTE DO SUCESSO DA INVASÃO DE LAGARTIXAS DOMÉSTICAS

MOSSORÓ

2023

ROMANA AGUIAR ANDRADE

BAIXA EXIGÊNCIA NA SELEÇÃO DE SÍTIOS DE OVIPOSIÇÃO COMO
DETERMINANTE DO SUCESSO DA INVASÃO DE LAGARTIXAS DOMÉSTICAS

Dissertação apresentada ao Mestrado em Ecologia e Conservação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres.

Orientador: Daniel Cunha Passos, Prof. Dr.

MOSSORÓ

2023

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva

ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

A553b Andrade, Romana Aguiar.
Baixa exigência na seleção de sítios de oviposição como determinante do sucesso da invasão de lagartixas domésticas / Romana Aguiar Andrade.
- 2023.
44 f. : il.

Orientador: Daniel Cunha Passos.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, 2023.

1. áreas tropicais. 2. cavidades em árvores.
3. geos invasores. 4. habitat-generalista. 5. postura de ovos. I. Passos, Daniel Cunha, orient.
II. Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade com AACR2 e os dados fornecidos pelo autor(a).

Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva

CRB: 15/120

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

ROMANA AGUIAR ANDRADE

BAIXA EXIGÊNCIA NA SELEÇÃO DE SÍTIOS DE OVIPOSIÇÃO COMO
DETERMINANTE DO SUCESSO DA INVASÃO DE LAGARTIXAS DOMÉSTICAS

Dissertação apresentada ao Mestrado em Ecologia e Conservação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia Terrestre

Defendida em: 27 / Fevereiro / 2023.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Daniel Cunha Passos (UFERSA)
Presidente

Prof. Dr. Airton Torres Carvalho (UFERSA)
Membro Examinador

Prof.^a Dra. Zaida Ortega Diago (UGR)
Membro Examinador

Prof.^a Dra. Milena Wachlevski Machado (UFERSA)
Membro Examinador

RESUMO

A seleção de sítios de nidificação é fundamental para o sucesso reprodutivo das espécies ovíparas. Contudo, o conhecimento sobre como os animais selecionam seus sítios reprodutivos ainda apresenta lacunas que limitam a compreensão das regras gerais que moldam esse comportamento. Neste sentido, um sistema em que ainda carece entendimento são as espécies que não constroem seus ninhos (escavados ou esculpidos), mas apenas utilizam cavidades naturais para deposição dos ovos, como é o caso de muitos lagartos. Neste trabalho, avaliamos como as dimensões estruturais e o microclima de sítios localizados em cavidades de árvores influenciam a seleção dos sítios de oviposição de um lagarto exótico amplamente distribuído, *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnés, 1818) (Squamata, Gekkonidae). Especificamente, hipotetizamos que a escolha dos sítios de oviposição pelas fêmeas levaria em conta: 1) propriedades estruturais dos sítios de oviposição relacionadas a vulnerabilidade dos ovos à predação; e/ou 2) condições microclimáticas dos sítios associadas à estabilidade do processo de incubação dos ovos. Assim, esperamos que sítios de oviposição mais próximos do nível do solo e com aberturas mais estreitas (menos acessíveis a predadores), bem como sítios com menor variação de temperatura e umidade (climaticamente mais estáveis) seriam mais utilizados pelas fêmeas. Ao longo de um ano, monitoramos semanalmente a dinâmica de uso e condições microclimáticas de 55 cavidades em 19 árvores. Os sítios apresentaram altura de $66,9 \pm 41,3$ cm (0 - 131 cm; n = 55) do nível do solo e abertura de $20,4 \pm 11,9$ mm (6,1 – 57,6 mm; n = 54). O coeficiente de variação de temperatura nos sítios foi de $4,0\% \pm 0,6\%$ (2,9 – 5,35%; n = 39) e da umidade relativa foi de $9,4\% \pm 0,9\%$ (6,7-10,8%; n = 39). Em 27 sítios registramos pelo menos uma desova ao longo do monitoramento, totalizando 127 ninhadas de *H. mabouia*. A abertura, a altura dos sítios e a variação de temperatura nas cavidades das árvores não influenciaram a escolha dos sítios de oviposição. Entretanto, cavidades com menor variação de umidade foram utilizadas com mais frequência pelas fêmeas. Estes resultados revelam que esta condição microclimática constitui um fator importante na seleção dos locais para ovipositar em *H. mabouia*, ao passo que também evidencia baixa influência dos demais critérios estudados no processo de seleção de sítios em cavidades de árvores. A estabilidade climática possui importância na proteção do embrião quanto ao dessecamento e desenvolvimento embrionário e pode ser diferencial para a sobrevivência da prole de espécies sem cuidado parental. Nossos achados contribuem para a compreensão dos critérios de seleção dos sítios de oviposição em espécies que nidificam em cavidades de árvores de forma geral. Além disso, discutimos as implicações dos hábitos

generalistas de *H. mabouia* no contexto da invasão biológica em áreas naturais, com foco no padrão de exigência na seleção de sítios reprodutivos.

Palavras-chave: áreas tropicais; cavidades em árvores; gecos invasores; habitat-generalista; postura de ovos; uso do microambiente.

ABSTRACT

Nest site selection is essential for the reproductive success of oviparous species. However, gaps still exist about the knowledge on how animals select their reproductive sites, which limits the understanding of the general rules shaping this behavior. A particular system that still requires great understanding comprises those species that do not build their nests (dug or carved), but rather use natural cavities for laying eggs, as is the case of many lizards. Here we evaluated how structural parameters and microclimate traits of tree cavities influence the selection of oviposition sites of a widely distributed exotic lizard, *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818) (Squamata, Gekkonidae). Specifically, we hypothesized that the choice of oviposition sites by females would take into account: 1) structural properties of oviposition sites related to the vulnerability of eggs to predation; and/or 2) microclimatic conditions of the sites associated with the stability of the egg incubation process. Thus, we expect that females used more frequently oviposition sites that are closer to the ground level and with narrower openings (less accessible to predators), as well as sites with lower temperature and humidity variation (more climatically stable). Over a whole year, we weekly monitored the dynamics of use and microclimatic conditions of 55 cavities in 19 trees. The sites were at 66.9 ± 41.3 cm (0 - 131 cm; $n = 55$) height from ground level and width was 20.4 ± 11.9 mm (6.1 - 57.6 mm; $n = 54$). The temperature and humidity coefficients of variation were $4.0\% \pm 0.6\%$ (2.9 – 5.35%; $n = 39$) and $9.4\% \pm 0.9\%$ (6, 7-10.8%; $n = 39$), respectively. We registered at least one spawning in 27 sites, totaling 127 clutches of *H. mabouia*. The site's height, opening width, and temperature variation did not influence the choice of oviposition sites. However, cavities with lower variation in humidity were used more frequently by females. These results reveal that this microclimatic condition is an important factor in the selection of sites of *H. mabouia* to lay eggs, while it also shows low influence of the other studied traits in the process of nest site selection in tree cavities. Climate stability is important in the protection of the embryo regarding desiccation and embryonic development and can mean the difference for the survival of the offspring of species without parental care. Our findings contribute to understanding the selection criteria of oviposition sites in species that use tree cavities to nest. In addition, we discuss the implications of generalist habits of *H. mabouia* in the context of biological invasion in natural areas, focusing on the pattern of requirements in selection of reproductive sites.

Keywords: egg-laying; habitat-generalist; invasive geckos; microhabitat use; tropical areas; tree cavities.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	8
REFERÊNCIAS	9
Baixa exigência na seleção de sítios de oviposição como determinante do sucesso da invasão de lagartixas domésticas.....	10
Resumo	Erro! Indicador não definido.1
1. INTRODUÇÃO	12
2. MÉTODOS.....	144
2.2 Área de estudo.....	144
2.3 Modelo de estudo	144
2.4 Coleta de dados	155
2.5 Análises	166
3. RESULTADOS	177
4. DISCUSSÃO	18
AGRADECIMENTOS	222
REFERÊNCIAS	2323
LEGENDAS DE FIGURAS	36
INFORMAÇÃO SUPLEMENTAR.....	399

1 INTRODUÇÃO GERAL

A heterogeneidade ambiental constitui a distribuição descontínua dos fatores abióticos e bióticos ao longo do espaço (DALE, 1999) e em diferentes escalas de estudo (LI; REYNOLDS, 1995). Ela é apontada como um dos fatores determinantes para ocorrência das espécies em determinados locais (ATAURI; DE LUCIO, 2001; PRICE; KUTT; MCALPINE, 2010), bem como uma importante influência nos comportamentos dos animais (e.g. SARGEANT *et al.*, 2007). Especificamente, a heterogeneidade ambiental é fundamental no processo de seleção de ambientes e microambientes pelos animais (PRUETT; FARGEVIEILLE; WARNER, 2020; BENÍCIO *et al.*, 2021).

Os organismos tendem a selecionar microambientes que fornecem as melhores combinações de recursos e condições. Por exemplo, animais podem selecionar os microambientes que promovam proteção contra predadores (BRADLEY; EASON, 2018; DELANEY; JANSEN, 2020) e condições favoráveis de temperatura e umidade (PRUETT; FARGEVIEILLE; WARNER, 2020; WOOLLEY *et al.*, 2022).

Apesar da importância dos estudos sobre seleção de habitat, ainda existem lacunas sobre as regras gerais que moldam os padrões de seleção de microambientes, principalmente devido à diversidade de necessidades particulares de certos táxons e ambientes. Assim, é importante investigar os critérios utilizados por diferentes espécies em diferentes contextos ambientais, a fim de compreender os processos que regem o uso de certas porções do habitat pelos organismos. Neste sentido, nesta dissertação avaliamos a seleção de microambientes reprodutivos por um lagarto, com enfoque no comportamento de nidificação em cavidades de árvores.

O artigo a seguir está formatado segundo as exigências do periódico *Biotropica*, no qual será submetido à publicação após a defesa da dissertação, a implementação das correções sugeridas pela comissão avaliadora e posterior tradução para o inglês.

REFERÊNCIAS

- ATAURI, José A.; DE LUCIO, José V. The Role of Landscape Structure in Species Richness Distribution of Birds, Amphibians, Reptiles and Lepidopterans in Mediterranean Landscapes. **Landscape Ecology**, Netherlands, v. 16, p. 147-159, 2001.
- BENÍCIO, Ronildo Alves; PASSOS, Daniel Cunha; MENCÍA, Abraham; ORTEGA, Zaida. Microhabitat Selection of the Poorly Known Lizard *Tropidurus lagunablanca* (Squamata: Tropiduridae) in the Pantanal, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 61, p. 1-7, 2021.
- BRADLEY, J. Gavin; EASON, Perri K. Predation Risk and Microhabitat Selection by Cave Salamanders, *Eurycea lucifuga* (Rafinesque, 1822). **Behaviour**, Leiden, v. 155, n. 10-12, p. 841-859, 2018.
- DALE, Mark R. T. **Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology**. New York, NY: Cambridge University Press, 1999.
- DELANEY, David M.; JANZEN, Fredric J. Risk-Sensitive Maternal Investment: An Evaluation of Parent-Offspring Conflict over Nest Site Choice in the Wild. **Animal Behaviour**, United Kingdom, v. 163, p. 105-113, 2020.
- LI, H.; REYNOLDS, James F. On Definition and Quantification of Heterogeneity. **Oikos**, Denmark, v. 73, n. 2, p. 280-284, 1995.
- MIHOUB, Jean-Baptiste; LE GOUAR, Pascaline; SARRAZIN, François. Breeding Habitat Selection Behaviors in Heterogeneous Environments: Implications for Modeling Reintroduction. **Oikos**, Denmark, v. 118, n. 5, p. 663-674, 2009.
- PATTHEY, Patrick; SIGNORELL, Natalina; ROTELLI, Luca; ARLETTAZ, Raphaël. Vegetation Structural and Compositional Heterogeneity as a Key Feature in Alpine Black Grouse Microhabitat Selection: Conservation Management Implications. **European Journal of Wildlife Research**, Germany, v. 58, p. 59-70, 2012.
- PRICE, Bronwyn; KUTT, Alex S.; MCALPINE, Clive A. The Importance of Fine-Scale Savanna Heterogeneity for Reptiles and Small Mammals. **Biological Conservation**, United Kingdom, v. 143, n. 11, p. 2504-2513, 2010.
- PRUETT, Jenna E.; FARGEVIEILLE, Amélie; WARNER, Daniel A. Temporal Variation in Maternal Nest Choice and its Consequences for Lizard Embryos. **Behavioral Ecology**, United Kingdom, v. 31, n. 4, p. 902-910, 2020.
- SARGEANT, Brooke L.; WIRSING, Aaron J.; HEITHAUS, Michael R.; MANN, Janet. Can Environmental Heterogeneity Explain Individual Foraging Variation in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops sp.*)? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Germany, v. 61, p. 679-688, 2007.
- WOOLLEY, Christopher K.; HARE, Kelly M.; STENHOUSE, Vaughn.; NELSON, Nicola J. Thermal and Physical Characteristics of the Nesting Habitat of New Zealand's Only Endemic Oviparous Lizard. **New Zealand Journal of Ecology**, New Zealand, v. 46, n. 1, p. 1-9, 2022.

1 Baixa exigência na seleção de sítios de oviposição como determinante do
2 sucesso da invasão de lagartixas domésticas

3 Romana A. Andrade^{1*} e Daniel C. Passos^{1,2}

4 ¹ Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
5 Conservação, Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Rio Grande do Norte, Brasil.

6 ² Departamento de Biociências, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal
7 Rural do Semi-Árido, Rio Grande do Norte, Brasil.

8 * Autora para correspondência; e-mail: romanaaguiar02@gmail.com

9 **Resumo**

10 A seleção de sítios de nidificação é fundamental para o sucesso reprodutivo das espécies
11 ovíparas. Contudo, existem lacunas a respeito de como os animais selecionam seus sítios
12 reprodutivos, principalmente entre as espécies que não constroem seus ninhos, ou seja, apenas
13 utilizam cavidades naturais para oviposição, como é o caso de muitos lagartos. Aqui, avaliamos
14 como a estrutura física e as condições microclimáticas das cavidades de árvores influenciam a
15 seleção dos sítios de oviposição de um lagarto exótico amplamente distribuído, *Hemidactylus*
16 *mabouia* (Squamata, Gekkonidae). Hipotetizamos que a escolha dos
17 sítios de oviposição pelas fêmeas levaria em conta: 1) propriedades estruturais dos sítios de
18 oviposição relacionadas a vulnerabilidade dos ovos à predação; e/ou 2) condições
19 microclimáticas dos sítios associadas à estabilidade do processo de incubação dos ovos. Ao
20 longo de um ano, monitoramos semanalmente o uso de 55 cavidades em 19 árvores, registrando
21 um total de 127 ninhadas de *H. mabouia*. A largura da abertura dos sítios, sua altura em relação
22 ao solo e a variação de temperatura nas cavidades não influenciaram a escolha dos sítios de
23 oviposição. Entretanto, cavidades com menor variação de umidade foram utilizados com mais
24 frequência. Nossos achados contribuem para a compreensão dos critérios de seleção dos sítios de
25 oviposição em espécies que nidificam em cavidades de árvores de forma geral. Além disso,
26 discutimos as implicações dos hábitos generalistas de *H. mabouia* no contexto da invasão
27 biológica, sugerindo que as baixas exigências na seleção de sítios reprodutivos podem
28 constituem um fator determinante para o sucesso de invasão de outros lagartos exóticos.

29 **Palavras-chave:** áreas tropicais, cavidades em árvores, Gekkonidae, habitat-generalista,
30 *Hemidactylus*, lagartos não-indígenos, postura de ovos, uso do microhabitat.

31 1. INTRODUÇÃO

32 A seleção natural tende a favorecer indivíduos capazes de reconhecer e escolher microambientes
33 mais favoráveis ao acesso de recursos e condições necessários às suas demandas (Smith &
34 Ballinger, 2001; Afonso & Eterovick, 2007). A seleção de microambientes tem sido relacionada
35 à fatores como termorregulação (Goller, Goller, & French, 2014; Ortega *et al.*, 2019), proteção
36 contra predadores (McIvor & Odum, 1988; Bradley & Eason, 2018) e, dentre outras condições,
37 às questões reprodutivas (Switzer, 1997; Refsnider & Janzen, 2010). Em particular, a escolha do
38 local para desovas entre espécies ovíparas é fundamental para o sucesso reprodutivo, podendo
39 influenciar desde a sobrevivência dos parentais (Götmark *et al.*, 1995; Delaney & Jansen, 2020),
40 ao sucesso de eclosão e a aptidão da prole (Telemeco, Elphick, & Shine, 2009; Noble,
41 Stenhouse, & Schwanz, 2017). Em particular, é esperado que a seleção de bons locais para
42 oviposição seja mais exigente entre espécies que não constroem (escavam ou esculpem) ninhos
43 e/ou que não exercem cuidado parental, tendo em vista que nestes casos a sobrevivência da prole
44 é praticamente dependente das propriedades dos locais onde os ovos estão depositados (Collias,
45 1964; Clark *et al.*, 2020).

46 Entre as características já demonstradas como sendo importantes para seleção de bons
47 sítios de oviposição, destacam-se os aspectos estruturais e microclimáticos. Enquanto atributos
48 físicos dos locais de desova tendem a ser relacionados com a redução da predação dos ovos ou
49 dos parentais (e.g. Cockle *et al.*, 2015; Desana, Fargevieille, & Warner, 2020), as condições

microclimáticas dos sítios de oviposição têm sido relacionados ao favorecimento do desenvolvimento embrionário (e.g. Li *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2020). Características estruturais como abertura (Cockle *et al.*, 2015; Cuartas-Villa & Webb, 2021), altura (Quader, 2006; Colombelli-Négrel & Kleindorfer, 2009) e profundidade (Doody, 2009; Doody *et al.*, 2020) dos sítios de oviposição têm se revelado importantes na seleção de microambientes reprodutivos em pássaros e lagartos. Além disso, propriedades como exposição à luz (Podkowa & Surmacki, 2017) e a temperatura e a umidade (Gómez-Hoyos *et al.*, 2017; Pruett, Fargevieille, & Warner, 2020; Woolley *et al.*, 2022) dos sítios também podem afetar a escolha dos locais para desovar entre animais que nidificam em cavidades.

A maioria do conhecimento acumulado sobre seleção de microambientes reprodutivos provém de pesquisas com espécies que constroem ninhos, principalmente anuros (McDiarmid; 1978, p. 131; Haddad & Prado, 2005) e aves (Collias, 1964; Mainwaring *et al.*, 2014). Entre as pesquisas sobre espécies de lagartos que ovipositam diretamente em substratos ou cavidades, predominam caracterização de desovas feitas diretamente no solo (Trivalairat, Srichairat, & Taksintum, 2016; Doody *et al.*, 2020), na serrapilheira (Socci, Schlaepfer, & Gavin, 2005; Sales *et al.*, 2020) ou em substratos rochosos (Croak *et al.*, 2008; Huang & Pike, 2011). Por outro lado, apesar das árvores usualmente apresentarem cavidades utilizadas por répteis para nidificação (e.g. Gibbons *et al.*, 2002; Torkkola & Severino, 2013), conhecemos mais sobre o padrão de seleção destes orifícios em aves do que em répteis não-avianos.

Neste trabalho, avaliamos como a estrutura e o microclima das cavidades de árvores influenciam a seleção dos sítios de oviposição, utilizando como modelo de estudo um lagarto exótico amplamente distribuído, *Hemidactylus mabouia* (Squamata, Gekkonidae). Especificamente, hipotetizamos que a escolha dos sítios de oviposição pelas fêmeas levaria em

conta: 1) propriedades estruturais dos sítios de oviposição relacionadas a vulnerabilidade dos ovos à predação; e/ou 2) condições microclimáticas dos sítios associadas à estabilidade do processo de incubação dos ovos. Assim, esperamos que sítios de oviposição mais próximos do nível do solo e com aberturas mais estreitas (menos acessíveis a predadores visualmente orientados), bem como sítios com menor variação de temperatura e umidade (climaticamente mais estáveis) seriam mais utilizados pelas fêmeas (Figura 1).

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Conduzimos o presente estudo entre setembro de 2013 a setembro de 2014, em uma área periantrópica no Campus do Pici da Universidade Federal do Ceará (3°44'48"S, 38°34'29"W), município de Fortaleza, estado do Ceará, nordeste do Brasil. Este local inclui uma área de relevante interesse ecológico com 212 ha, cuja vegetação predominante é uma floresta costeira semidecídua, com inclusão de espécies exóticas arbóreas e arbustivas (Diogo, Holanda, & Lima, 2014). Até 2014, a temperatura média anual no local era 26,7°C, variando pouco ao longo do ano, e a média histórica da pluviosidade era de 695,8 mm, com chuvas concentradas entre os meses de fevereiro a maio (Funceme, 2014; Figura S1).

2.2 Modelo de estudo

Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès, 1818), popularmente chamada de Lagartixa-de-Parede ou Briba-de-Casa (Gonzalez *et al.*, 2020), é uma espécie nativa da África que tem invadido com sucesso ambientes naturais e antrópicos nas Américas (Rödder, Solé, & Böhme, 2008; Rocha, Anjos, & Bergallo, 2011; Agarwal *et al.*, 2021). A respeito da fisiologia térmica, *H. mabouia* possui T_{pref} de 32.7 °C, com $CT_{máx}$ de 39,7 °C e $CT_{mín}$ de 15.4 °C no Brasil (Luzete *et al.*, 2022), e T_{pref} média de 24 °C, com $CT_{máx}$ de 38,7 °C e $CT_{mín}$ de 11.9 °C na África do Sul (Welman & Ibarzabal, 2022). Sua ninhada é fixa, com produção de dois ovos e nidificação ao longo de todo o ano (Anjos & Rocha, 2008; Sousa & Freire, 2010), havendo relatos de ninhadas individuais e comunais em uma ampla variedade de locais de oviposição (Sousa & Freire, 2010; Alfonso *et al.*, 2012). Esta espécie compartilha semelhanças quanto ao padrão de ninhada fixa com outros grupos de lagartos (Dactyloidae e Gymnophthalmidae - Meiri *et al.*, 2020), bem como a maioria das características biológicas com aproximadamente 1/3 das espécies de lagartos conhecidas (linhagem Gekkota - Uetz *et al.*, 2022). Adicionalmente, sua atividade reprodutiva é contínua, possui alta tolerância à aproximação humana e apresenta elevada abundância local, características que nos permitem uma adequada robustez amostral, além de constituir um organismo modelo cujos padrões reprodutivos e de seleção de microambientes possuem alto potencial de extrapolação para outras espécies.

2.3 Coleta de dados

Na área de estudo, escolhemos 19 árvores que apresentaram indícios de atividade reprodutiva de *H. mabouia*, tais como ovos ou indivíduos neonatos. As árvores onde foram encontradas desovas pertenciam às espécies *Pithecellobium dulce* e *Tamarindus indica* e uma espécie não identificada

de Fabaceae sp. de porte arbóreo. Em cada árvore, demarcamos todas as cavidades com ovos, desde o nível do solo até 2 m de altura, limite de operacionalização da equipe para monitoramento. Caracterizamos cada sítio de oviposição quanto a altura em relação ao solo (resolução de 1 cm) e abertura da cavidade em sua porção mais larga (resolução de 1 mm) (Figura 1), com uma trena e um paquímetro manual respectivamente. Em seguida, elencamos outros potenciais sítios de oviposição em cada árvore com base nas características dos sítios em que constatamos deposição de ovos. Então monitoramos o aparecimento de desovas em todos os sítios a cada dois dias e, semanalmente, registramos a temperatura interna (resolução de 0,1°C) e a umidade relativa do ar (resolução de 1%) na entrada de cada sítio com um termo-higrômetro digital com sonda externa. As amostragens microclimáticas foram distribuídas igualmente nos turnos matutino e vespertino, a fim de considerar a variação da temperatura e umidade a que os sítios estão submetidos.

2.4 Análises

Uma vez que novos sítios de oviposição foram continuamente adicionados à amostra ao longo do monitoramento, criamos um índice para refletir a frequência de utilização dos sítios de oviposição, relativizando a quantidade de desovas registradas pelo tempo de monitoramento de cada sítio. Assim, atribuímos como variável resposta o Índice de Atividade dos Sítios de Oviposição (IASO), dado pela fórmula: $IASO = ND / NV$, onde ND é o número de desovas realizadas em um dado sítio e NV é o número de vezes em que um respectivo sítio foi vistoriado. As variáveis preditoras incluíram as seguintes características dos sítios de oviposição: estruturais (altura - ALT, abertura - ABE e profundidade - PRO) e microclimáticas (temperatura média -

TME, umidade média - UME, coeficiente de variação de temperatura - CVT e coeficiente de variação de umidade - CVU). O coeficiente de variação evidencia a dispersão da amostra em função da média e é informada em porcentagem. Antes das análises, avaliamos os dados quanto às premissas de normalidade (via testes de Shapiro-Wilk) e homocedasticidade (via testes F de variância) para aplicação de testes paramétricos. Quando os dados não atenderam as premissas, utilizamos testes não-paramétricos. Correlacionamos as variáveis preditoras entre si por meio de correlações de Pearson e Spearman (Tabela S1), e como PRO, TME e UME foram significativamente correlacionadas com outras variáveis preditoras, nós removemos elas das análises subsequentes. Optamos pelos coeficientes de variação, ao invés das médias, uma vez que eles são capazes de evidenciar melhor às flutuações microclimáticas as quais os sítios de nidificação estiveram expostos. Por fim, para testar a influência das variáveis estruturais e microclimáticas dos locais de oviposição sobre a frequência de utilização dos sítios, modelamos o IASO em função das quatro variáveis preditoras não autocorrelacionadas (ALT, ABE, CVT e CVU) através de uma regressão linear múltipla. Conduzimos todas as análises estatísticas e a elaboração gráfica na plataforma R, assumindo nível de significância $\alpha = 0,05$ e utilizando o pacote *stats* (R Core Team, 2022).

3. RESULTADOS

Acompanhamos 55 cavidades nos troncos das 19 árvores monitoradas, registrando um total de 127 ninhadas de *H. mabouia*. Em 27 cavidades, registramos pelo menos 1 desova ao longo do monitoramento - chamados de sítios usados. As 28 cavidades em que não encontramos nenhuma desova, consideramos sítios não usados.

Os sítios estavam localizados a uma altura de $66,9 \pm 41,3$ cm (0 - 131 cm; $n = 55$) do nível do solo e apresentaram abertura de $20,4 \pm 11,9$ mm (6,1 – 57,6 mm; $n = 54$). Os sítios estavam expostos a uma temperatura de $30,5^{\circ}\text{C} \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ (29,6 – $32,0^{\circ}\text{C}$; $n = 39$), coeficiente de variação de temperatura de $4,0\% \pm 0,6\%$ (2,9 – 5,35%; $n = 39$), umidade de $62,0\% \pm 1,2\%$ (59,9 - 65%; $n = 39$) e coeficiente de variação da umidade de $9,4\% \pm 0,9\%$ (6,7-10,8%; $n = 39$). Dos 27 sítios avaliados, apenas 8 tinham média de temperatura abaixo da T_{pref} média para esta espécie no Brasil.

O coeficiente de variação de umidade influenciou negativamente o Índice de Atividade dos Sítios de Oviposição - IASO considerando sítios usados e não usados ($F_{1,35} = 11,87$; $R^2 = 0,25$; $P < 0,01$ - linha contínua - Figura 2), e explicou 49% da variação na frequência de utilização dos sítios de oviposição ativos ($F_{1,13} = 12,31$; $R^2 = 0,49$; $P < 0,01$ - linha tracejada - Figura 2). Os demais atributos estruturais e microclimáticos dos sítios de oviposição não influenciaram o IASO (Tabela 1 e Figura S2).

4. DISCUSSÃO

Cavidades em árvores com maior variação de umidade foram menos utilizadas por fêmeas de *H. mabouia* como sítios de oviposição. Apesar da amplitude de variação na umidade do ar observada nos sítios ter sido relativamente baixa (6 a 12%), todas as cavidades com coeficiente de variação de umidade inferior a 8,5% foram utilizadas em alta frequência. Uma vez que coletamos dados em diferentes horários ao longo do dia e durante meses secos e chuvosos na área de estudo, tal variação representa confiavelmente as mudanças temporais nas condições microclimáticas aos quais os ovos de *H. mabouia* foram expostos. Estes achados indicam que

cavidades de árvores mais estáveis em termos de umidade do ar são preferidos para oviposição por *H. mabouia*. Essa preferência microclimática já foi relatada para outras linhagens de lagartos ovíparos, como varanídeos (Doody *et al.*, 2020) e agamídeos (Li *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018), que preferiram sítios de umidade mais estáveis em relação àqueles com maiores flutuações ou que visitam extremos ao longo do tempo. Além dos lagartos, a estabilidade da umidade influencia a seleção de sítios reprodutivos de pássaros (Maziarz & Wesolowski, 2013) e locais de maternidade em morcegos (Sedgeley, 2001). Esta constância das condições microclimáticas dentro do sítio pode impedir que o embrião experimente extremos de umidade críticos para o sucesso de incubação dos ovíparos, expondo-os ao limiar de dessecação (Warner & Andrews, 2002; Cuartas-Villa & Webb, 2021) ou prejudicando o desenvolvimento embrionário, afetando a aptidão dos filhotes (e.g. massa dos embriões - Monasterio *et al.*, 2013). Além disso, os efeitos da variação na umidade podem ser acentuados, dependendo da temperatura a que o sítio é exposto (McComb & Noble, 1981; Packard *et al.*, 1987; Packard, 1999).

A associação entre temperatura e umidade do ar é bem conhecida do ponto de vista físico. As variáveis térmicas (e.g. temperatura média, mínima, máxima e coeficiente de variação térmico) tem sido frequentemente mais testadas em estudos de seleção de microambientes (e.g. Ortega & Pérez-Mellado, 2016; Pruett *et al.*, 2020; Benício *et al.*, 2021), inclusive no contexto de incubação (Flatt *et al.*, 2001; Monasterio *et al.*, 2013; Noble *et al.*, 2017). Entretanto, nossos achados indicaram que para *H. mabouia* a variação da temperatura não foi determinante na escolha dos sítios reprodutivos em cavidades de árvores, muito embora este fator tenha se mostrado importante para deposição e incubação de ovos em outros répteis escamados (e.g. Gómez-Hoyos *et al.*, 2017; Rossigalli-Costa *et al.*, 2021). Apesar de não ter sido incluída no modelo, a temperatura média foi correlacionada com os coeficientes de variação de temperatura

e umidade em nosso estudo. Embora apenas variação na umidade do ar tenha se evidenciado como determinante para seleção dos sítios reprodutivos de *H. mabouia*, não podemos descartar uma possível influência indireta da temperatura média no processo de seleção, como evidenciado em outras espécies de lagartos (e.g. agamídeos - Li *et al.*, 2018; scincídeos - Woolley *et al.*, 2022). Apesar disso, evidenciamos neste trabalho a nidificação de *H. mabouia* em sítios relativamente mais frios do que a temperatura média preferida para a espécie no Brasil (Luzete *et al.*, 2022), mais quentes do que o preferido na África do Sul (Welman & Ibarzabal, 2022) e semelhante aos valores de *H. frenatus* (T_{pref} 31.8°C) introduzidos nos Estados Unidos da América (EUA) (Huey *et al.*, 1989), reforçando a elevada tolerância térmica de *H. mabouia*, inclusive na seleção de microambientes reprodutivos. Entre membros do gênero *Hemidactylus*, não só a média de temperatura não foi um fator determinante no sucesso de colonização para *H. turcicus* (Dallas *et al.*, 2022), como também populações invasoras de *H. frenatus* apresentaram mais plasticidade na sua temperatura corporal quando comparado aos coespecíficos de populações nativas (Lapwong, Dejtaradol, & Webb, 2020). Nossos achados, somados às evidências já relatadas para outras espécies congêneras, reforçam o generalismo de *Hemidactylus* em relação a seleção de microambientes em função das variáveis térmicas, comportamento também evidenciado em outros lagartos invasores (e.g. *Anolis* - Leal & Gunderson, 2012).

A escolha dos sítios de oviposição em *H. mabouia* também não foi influenciada por atributos estruturais das cavidades das árvores, apesar destes fatores terem sido importantes na seleção de sítios em outras espécies (e.g. malurídeo - Colombelli-Négrel & Kleindorfer, 2009; agamídeo - Doody, 2009). Em geral, assume-se que quanto maior a arborealidade, maior o risco de predação (Moura *et al.*, 2023), principalmente por predadores visualmente orientados, como

aves e mamíferos (Martins, Marques, & Sazima, 2008; Steffen, 2009). Contudo, embora indivíduos e desovas de *H. mabouia* tenham sido mais frequentemente encontrados em alturas de até 10 cm em relação ao solo em outras populações (Oliveira *et al.*, 2016), a altura das cavidades das árvores não influenciou a frequência de utilização dos sítios de oviposição na população estudada. Adicionalmente, a abertura dos sítios pode influenciar no acesso de potenciais predadores (e.g. Berkunsky *et al.*, 2011; Cockle *et al.*, 2015; Charter *et al.*, 2016), principalmente entre espécies que produzem ovos brancos, os quais tendem a ser mais facilmente detectados (Oniki, 1985; Gotmark, 1992). Além disso, a abertura dos sítios pode influenciar na troca de calor com o ambiente (Ellis, 2016; Cuartas-Villa & Webb, 2021), trazendo mais benefícios a sítios fechados de passeriformes, quando comparado aos abertos (Martin *et al.*, 2017). Assim, seria esperado que as desovas de *H. mabouia* fossem favorecidas em sítios de aberturas mais estreitas. Apesar de ser intrigante que a dimensão das aberturas e altura das cavidades das árvores não tenham influenciado a frequência de utilização dos sítios de oviposição, não é incomum registros de oviposições de membros do gênero *Hemidactylus* em sítios reprodutivos com estrutura muito diversa. Por exemplo, há registros de desovas de *Hemidactylus* em cascas de troncos (Krysko, Sheehy, & Hooper, 2003; Sousa & Freire, 2010), no solo coberto (Anjos & Rocha, 2008), ou em edificações antrópicas (Rose & Babour, 1968; Bock, 1996; Bezerra *et al.*, 2011), indicando uma baixa exigência estrutural na seleção de sítios reprodutivos por estes lagartos.

Este caráter generalista quanto ao uso do espaço, bem como a considerável tolerância microclimática, coloca alguns representantes do gênero *Hemidactylus* em foco quanto ao potencial de invasão. Predições indicam que quase todas as regiões tropicais possuirão condições adequadas para a distribuição de duas das espécies (*H. mabouia* e *H. frenatus*) de maior caráter

invasor deste gênero (Rödger *et al.*, 2008). No Brasil, estudos ressaltam um maior sucesso de *H. mabouia* em habitats abertos, como Cerrado, restingas e áreas rochosas, além de áreas periantrópicas em comparação a ambientes florestais (Rocha *et al.*, 2011; Oliveira *et al.*, 2016), havendo sugestões de que o fator limitante da distribuição de *H. mabouia* pode estar ligado a temperatura e umidade local. Nossas evidências corroboram estas sugestões a respeito de condições microclimáticas e demonstram o sucesso de colonização desta espécie em ambientes naturais, principalmente em árvores, as quais podem fornecer microambientes capazes de amortizar as variações ambientais locais (Coombs, Bowman, & Garroway, 2010; Scheffers *et al.*, 2014). Além disto, no contexto de mudanças climáticas globais, as construções humanas podem submeter os embriões em incubação a extremos letais mais facilmente que os ambientes naturais, indicando uma possível tendência de espécies que vivem em ambientes periantrópicos colonizarem áreas naturais em busca de microclimas mais apropriados (Huang & Pike, 2011). Neste sentido, além de revelar a habilidade de uso de árvores por *H. mabouia* para oviposição, evidenciamos seus hábitos generalistas/oportunistas em termos de exigências estruturais para alocar suas desovas, reforçando seu alto potencial de invasão em áreas naturais.

Em conclusão, revelamos que a variação da umidade do ar constitui um fator determinante na seleção de sítios de oviposição de *Hemidactylus mabouia* em cavidades de árvores, o que pode ser extrapolado para outras espécies de lagartos ovíparos que nidificam no mesmo tipo de microambiente. Além disso, reforçamos o caráter generalista/oportunista de *H. mabouia*, sugerindo que as baixas exigências na seleção de sítios reprodutivos podem constituir um aspecto importante para o sucesso de invasão deste e de outros lagartos exóticos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Yuri Furtado pela contribuição na amostragem de campo, bem como pelas sugestões à redação deste manuscrito. Agradecemos também a Paulo Cascon pelo apoio infraestrutural e logístico junto a Universidade Federal do Ceará. RAA agradece a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Ensino Superior pela bolsa de Mestrado (Finance Code 001) e a Pró-Reitoria de Pós-Graduação da UFRSA pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS

- Afonso, L.G., & Eterovick, P.C. (2007). Microhabitat choice and differential use by anurans in forest streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 41(13-16), 937-948. doi: 10.1080/00222930701309544
- Agarwal, I., Ceríaco, L.M., Metallinou, M., Jackman, T.R., & Bauer, A.M. (2021). How the African house gecko (*Hemidactylus mabouia*) conquered the world. *Royal Society Open Science*, 8(8), 210749. doi: 10.1098/rsos.210749
- Alfonso, Y., Charruau, P., Fajardo, G., & Estrada, A.R. (2012). Interspecific communal oviposition and reproduction of three lizard species in Southeastern Cuba. *Herpetology Notes*, 5, 73-77.
- Anjos, L.A., & Rocha, C.F.D. (2008). Reproductive ecology of the invader species gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* in an area of southeastern Brazil. *Iheringia*, 98(2), 205-209. doi: 10.1590/S0073-47212008000200006

- 283 Benício, R.A., Passos, D.C., Mencía, A., & Ortega, Z. (2021). Microhabitat selection of the
 284 poorly known lizard *Tropidurus lagunablanca* (Squamata: Tropiduridae) in the Pantanal,
 285 Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 61, 1-7. doi: 10.11606/1807-0205/2021.61.18
- 286 Berkunsky, I., Kacoliris, F.P., Faegre, S.I., Ruggera, R.A., Carrera, J.D., & Aramburu, R.M.
 287 (2011). Nest predation by arboreal snakes on cavity nesting-birds in dry Chaco
 288 woodlands. *Ornitologia Neotropical*, 22, 459-464.
- 289 Bezerra, C.H., Passos, D.C., Mesquita, P.C.M.D., & Borges-Nojosa, D.M. (2011). *Hemidactylus*
 290 *agrius* (Country Leaf-toad Gecko). Reproduction. *Herpetological Review*, 42(2), 274-
 291 275.
- 292 Bock, B.C. (1996). Interclutch interval and egg aggregations in the tropical house gecko,
 293 *Hemidactylus mabouia*. *Herpetological Review*, 27(4), 181-182.
- 294 Bradley, J.G., & Eason, P.K. (2018). Predation risk and microhabitat selection by cave
 295 salamanders, *Eurycea lucifuga* (Rafinesque, 1822). *Behaviour*, 155(10-12), 841-859. doi:
 296 10.1163/1568539X-00003505
- 297 Charter, M., Izhaki, I., Mocha, Y.B., & Kark, S. (2016). Nest-site competition between invasive
 298 and native cavity nesting birds and its implication for conservation. *Journal of*
 299 *Environmental Management*, 181, 129-134. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.06.021
- 300 Clark, A.D., Deffner, D., Laland, K., Odling-Smee, J., & Endler, J. (2020). Niche construction
 301 affects the variability and strength of natural selection. *The American Naturalist*, 195(1),
 302 16-30. doi: 10.1086/706196
- 303 Cockle, K.L., Bodrati, A., Lammertink, M., & Martin, K. (2015). Cavity characteristics, but not
 304 habitat, influence nest survival of cavity-nesting birds along a gradient of human impact

- 305 in the subtropical Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 184, 193-200. doi:
 306 10.1016/j.biocon.2015.01.026
- 307 Collias, N.E. (1964). The evolution of nests and nest-building in birds. *American Zoologist*, 4(2),
 308 175-190.
- 309 Colombelli-Négrel, D., & Kleindorfer, S. (2009). Nest height, nest concealment, and predator
 310 type predict nest predation in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Ecological*
 311 *Research*, 24(4), 921-928. doi: 10.1007/s11284-008-0569-y
- 312 Coombs, A.B., Bowman, J., & Garroway, C.J. (2010). Thermal properties of tree cavities during
 313 winter in a northern hardwood forest. *The Journal of Wildlife Management*, 74(8), 1875-
 314 1881. doi: 10.2193/2009-560
- 315 Croak, B.M., Pike, D.A., Webb, J.K., & Shine, R. (2008). Three-dimensional crevice structure
 316 affects retreat site selection by reptiles. *Animal Behaviour*, 76(6), 1875-1884. doi:
 317 10.1016/j.anbehav.2008.08.011
- 318 Cuartas-Villa, S., & Webb, J.K. (2021). Nest site selection in a southern and northern population
 319 of the velvet gecko (*Amalosia lesueurii*). *Journal of Thermal Biology*, 102, 103121. doi:
 320 10.1016/j.jtherbio.2021.103121
- 321 Dallas, J. W., Harris, A., Reinbolt, J., & Warne, R. W. (2022). Ecology of the synanthropic
 322 mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*) at their northern invasion
 323 front. *Urban Ecosystems*, 25(1), 329-340. doi: 10.1007/s11252-021-01136-0
- 324 Delaney, D.M., & Janzen, F.J. (2020). Risk-sensitive maternal investment: an evaluation of
 325 parent-offspring conflict over nest site choice in the wild. *Animal Behaviour*, 163, 105-
 326 113. doi: 10.1016/j.anbehav.2020.03.004

- 327 Desana, A., Fargevieille, A., & Warner, D.A. (2020). Survival of lizard eggs varies with
 328 microhabitat in the presence of an invertebrate nest predator. *Evolutionary Ecology*,
 329 34(4), 483-499. doi: 10.1007/s10682-020-10058-w
- 330 Diogo, I.J.S., Holanda, A.E.R., & Lima, A. (2014). Floristic composition and structure of an
 331 urban forest remnant of Fortaleza, Ceará. *Gaia Scientia*, 8(1), 266-278.
- 332 Doody, J.S. (2009). Superficial lizards in cold climates: nest site choice along an elevational
 333 gradient. *Austral Ecology*, 34(7), 773-779. doi: 10.1111/j.1442-9993.2009.01983.x
- 334 Doody, J.S., McGlashan, J., Fryer, H., Coleman, L., James, H., Soennichsen, K., . . . Clulow, S.
 335 (2020). Plasticity in nest site choice behavior in response to hydric conditions in a reptile.
 336 *Scientific Reports*, 10(1), 16048. doi: 10.1038/s41598-020-73080-6
- 337 Ellis, M.V. (2016). Influence of design on the microclimate in nest boxes exposed to direct
 338 sunshine. *Australian Zoologist*, 38(1), 95-101. doi: 10.7882/AZ.2016.007
- 339 Flatt, T., Shine, R., Borges-Landaez, P.A., & Downes, S.J. (2001). Phenotypic variation in an
 340 oviparous montane lizard (*Bassiana duperreyi*): the effects of thermal and hydric
 341 incubation environments. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3), 339-350. doi:
 342 10.1111/j.1095-8312.2001.tb01396.x
- 343 Funceme. (2014). *Chuvas na quadra chuvosa de 2014 ficaram 24% abaixo da média*. Retrieved
 344 from <http://www.funceme.br/?p=1072>
- 345 Gibbons, P., Lindenmayer, D.B., Barry, S.C., & Tanton, M.T. (2002). Hollow selection by
 346 vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest
 347 management. *Biological Conservation*, 103(1), 1-12. doi: 10.1016/S0006-
 348 3207(01)00109-4

- 349 Goller, M., Goller, F., & French, S.S. (2014). A heterogeneous thermal environment enables
350 remarkable behavioral thermoregulation in *Uta stansburiana*. *Ecology and Evolution*,
351 4(17), 3319-3329. doi: 10.1002/ece3.1141
- 352 Gómez-Hoyos, D.A., Gil-Fernández, M., González-Maya, J.F., & Escobedo-Galván, A.H.
353 (2017). Communal egg-laying and thermal insolation in a nest of *Erythrolamprus*
354 *epinephelus* (Dipsadidae). *North-Western Journal of Zoology*, 13(1), 183-185.
- 355 Gonzalez, R.C., Abegg, A.D., Mello Mendes, D. M., Silva, M. B., Machado-Filho, P. R., Mario-
356 Da-Rosa, C., . . . Oliveira, J. C. (2020). Lista dos nomes populares dos répteis no Brasil –
357 Primeira Versão. *Herpetologia Brasileira*, 9(2), 121-214.
- 358 Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O.C., & Bergkvist, J. (1995). Nest site selection: a trade-
359 off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology*, 26(4),
360 305-312. doi: 10.2307/3677045
- 361 Haddad, C.F., & Prado, C.P. (2005). Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity
362 in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3), 207-217. doi: 10.1641/0006-
363 3568(2005)055[0207:RMIFAT]2.0.CO;2
- 364 Huang, W.-S., & Pike, D.A. (2011). Climate change impacts on fitness depend on nesting habitat
365 in lizards. *Functional Ecology*, 25(5), 1125-1136. doi: 10.1111/j.1365-
366 2435.2011.01855.x
- 367 Huey, R.B., Niewiarowski, P.H., Kaufmann, J., & Herron, J.C. (1989). Thermal biology of
368 nocturnal ectotherms: is sprint performance of geckos maximal at low body
369 temperatures? *Physiological Zoology*, 62(2), 488-504. doi:
370 10.1086/physzool.62.2.30156181

- 371 Krysko, K., Sheehy, C., & Hooper, A.N. (2003). Interspecific communal oviposition and
 372 reproduction of four species of lizards (Sauria: Gekkonidae) in the lower Florida Keys.
 373 *Amphibia-Reptilia*, 24(3), 390-396. doi: 10.1163/156853803322440844
- 374 Lapwong, Y., Dejtaradol, A., & Webb, J. K. (2021). Shifts in thermal tolerance of the invasive
 375 Asian house gecko (*Hemidactylus frenatus*) across native and introduced
 376 ranges. *Biological Invasions*, 23(4), 989-996. doi: 10.1007/s10530-020-02441-z
- 377 Leal, M., & Gunderson, A. R. (2012). Rapid change in the thermal tolerance of a tropical
 378 lizard. *The American Naturalist*, 180(6), 815-822. doi: 10.1086/668077
- 379 Li, S.-R., Hao, X., Bi, J.-H., & Du, W.-G. (2017). Why do female desert lizards construct
 380 burrows to lay eggs? *Behaviour*, 154(9-10), 1051-1068. doi: 10.1163/1568539X-
 381 00003457
- 382 Li, S.-R., Hao, X., Wang, Y., Sun, B.-J., Bi, J.-H., Zhang, Y.-P., Fredric, J.J. & Du, W.-G.
 383 (2018). Female lizards choose warm, moist nests that improve embryonic survivorship
 384 and offspring fitness. *Functional Ecology*, 32(2), 416-423. doi: 10.1111/1365-
 385 2435.12995
- 386 Li, S.-R., Hao, X., Sun, B.-J., Bi, J.-H., Zhang, Y.-P., & Du, W.-G. (2020). Phenotypic
 387 consequences of maternally selected nests: A cross-fostering experiment in a desert
 388 lizard. *Integrative Zoology*, 16(5), 741-754. doi: 10.1111/1749-4877.12505
- 389 Luzete, J., Pinho, L.O., Oliveira, I.F., & Klackzo, J. (2022). Thermal physiology of the invasive
 390 tropical house gecko, *Hemidactylus mabouia* (Squamata, Gekkonidae). *Herpetological*
 391 *Conservation and Biology*, 17(3), 511-520. doi: 10.1080/21564574.2022.2098393

- 392 Mainwaring, M.C., Hartley, I.R., Lambrechts, M.M., & Deeming, D.C. (2014). The design and
 393 function of birds' nests. *Ecology and Evolution*, 4(20), 3909-3928. doi:
 394 10.1002/ece3.1054
- 395 Martin, T.E., Boyce, A.J., Fierro-Calderón, K., Mitchell, A.E., Armstad, C.E., Mouton, J.C., &
 396 Bin Soudi, E.E. (2017). Enclosed nests may provide greater thermal than nest predation
 397 benefits compared with open nests across latitudes. *Functional Ecology*, 31, 1231-1240.
 398 doi: 10.1111/1365-2435.12819
- 399 Martins, M., Marques, O.A., & Sazima, I. (2008). How to be arboreal and diurnal and still stay
 400 alive: Microhabitat use, time of activity, and defense in neotropical forest snakes. *South*
 401 *American Journal of Herpetology*, 3(1), 58-67. doi: 10.2994/1808-
 402 9798(2008)3[58:htbaad]2.0.co;2
- 403 Maziarz, M., & Wesołowski, T. (2013). Microclimate of tree cavities used by Great Tits (*Parus*
 404 *major*) in a primeval forest. *Avian Biology Research*, 6(1), 47-56. doi:
 405 10.3184/175815513X13611994806259
- 406 McComb, W.C., & Noble, R.E. (1981). Microclimates of nest boxes and natural cavities in
 407 bottomland hardwoods. *The Journal of Wildlife Management*, 45(1), 284-289. doi:
 408 10.2307/3807906
- 409 McDiarmid, R.W. (1978). Evolution of parental care in frogs. In Burghardt, G.M., & Bekoff, M.
 410 (Ed.), *The development of behavior: Comparative and evolutionary aspects* (pp. 127-
 411 147). New York, NY: Garland STPM Press.
- 412 McIvor, C.C., & Odum, W.E. (1988). Food, predation risk, and microhabitat selection in a marsh
 413 fish assemblage. *Ecology*, 69(5), 1341-1351. doi: 10.2307/1941632

- 414 Meiri, S., Avila, L., Bauer, A.M., Chapple, D.G., Das, I., Doan, T.M., . . . Roll, U. (2020). The
415 global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *Global Ecology and*
416 *Biogeography*, 29(9), 1515-1530. doi: 10.1111/geb.13124
- 417 Monasterio, C., Shoo, L. P., Salvador, A., Iraeta, P., & Díaz, J.A. (2013). High temperature
418 constrains reproductive success in a temperate lizard: implications for distribution range
419 limits and the impacts of climate change. *Journal of Zoology*, 291(2), 136-145. doi:
420 10.1111/jzo.12057
- 421 Moura, M.R., Costa, H.C., Abegg, A.D., Alaminos, E., Angarita-Sierra, T., Azevedo, W. S., . . .
422 Guedes, J.J.M. (2023). Unwrapping broken tails: Biological and environmental correlates
423 of predation pressure in limbless reptiles. *Journal of Animal Ecology*, 92(2), 324-337.
424 doi: 10.1111/1365-2656.13793
- 425 Noble, D.W., Stenhouse, V., & Schwanz, L.E. (2018). Developmental temperatures and
426 phenotypic plasticity in reptiles: a systematic review and meta-analysis. *Biological*
427 *Reviews*, 93(1), 72-97. doi: 10.1111/brv.12333
- 428 Oliveira, J.C.F., Winck, G.R., Ribeiro, J.P., & Rocha, C.F.D. (2016). Antropogenic or niche
429 preference? Contributions on the knowledge of *Hemidactylus mabouia* invasion in South
430 America. *North-Western Journal of Zoology*, 12(2), 389-392.
- 431 Oniki, Y. (1985). Why robin eggs are blue and birds build nests: statistical tests for Amazonian
432 birds. *Ornithological Monographs*, 36, 536-545.
- 433 Ortega, Z., & Pérez-Mellado, V. (2016). Seasonal patterns of body temperature and microhabitat
434 selection in a lacertid lizard. *Acta Oecologica*, 77, 201-206. doi:
435 10.1016/j.actao.2016.08.006

- Ortega, Z., Mencía, A., Martins, K., Soares, P., Ferreira, V.L., & Oliveira-Santos, L.G. (2019).
Disentangling the role of heat sources on microhabitat selection of two Neotropical lizard
species. *Journal of Tropical Ecology*, 35(4), 149-156. doi: 10.1017/S0266467419000099
- Packard, G.C. (1999). Water relations of chelonian eggs and embryos: is wetter better? *American
Zoologist*, 39(2), 289-303. doi: 10.1093/icb/39.2.289
- Packard, G.C., Packard, M.J., Miller, K., & Boardman, T.J. (1987). Influence of moisture,
temperature, and substrate on snapping turtle eggs and embryos. *Ecology*, 68(4), 983-993.
doi: 10.2307/1938369
- Podkowa, P., & Surmacki, A. (2017). The importance of illumination in nest site choice and nest
characteristics of cavity nesting birds. *Scientific Reports*, 7(1), 1329. doi:
10.1038/s41598-017-01430-y
- Pruett, J.E., Fargevieille, A., & Warner, D.A. (2020). Temporal variation in maternal nest choice
and its consequences for lizard embryos. *Behavioral Ecology*, 31(4), 902-910. doi:
10.1093/beheco/araa032
- Quader, S. (2006). What makes a good nest? Benefits of nest choice to female Baya Weavers
(*Ploceus philippinus*). *The Auk*, 123(2), 475-486. doi: 10.1642/0004-
8038(2006)123[475:WMAGNB]2.0.CO;2
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. *R foundation for
statistical computing*. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Refsnider, J.M., & Janzen, F.J. (2010). Putting eggs in one basket: ecological and evolutionary
hypotheses for variation in oviposition-site choice. *Annual Review of Ecology, Evolution,
and Systematics*, 41, 39-57. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144712

- 458 Rocha, C.F.D., Anjos, L.A., & Bergallo, H.G. (2011). Conquering Brazil: the invasion by the
459 exotic gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* (Squamata) in Brazilian natural
460 environments. *Zoologia*, 28(6), 747-754. doi: 10.1590/S1984-46702011000600007
- 461 Rose, F.L., & Barbour, C.D. (1968). Ecology and reproductive cycles of the introduced gecko,
462 *Hemidactylus turcicus*, in the Southern United States. *American Midland Naturalist*,
463 79(1), 159-168. doi: 10.2307/2423161
- 464 Rossigalli-Costa, N., Cury de Barros, F., Cipriano, A.P., Prado Prandini, L., Medeiros de
465 Andrade, T., Rothier, P.S., . . . Kohlsdorf, T. (2021). A guide to incubate eggs of
466 *Tropidurus* lizards under laboratory conditions. *Journal of Experimental Zoology Part B:*
467 *Molecular and Developmental Evolution*, 336(7), 576-584. doi: 10.1002/jez.b.23095
- 468 Rödder, D., Solé, M., & Böhme, W. (2008). Predicting the potential distributions of two alien
469 invasive house geckos (Gekkonidae: *Hemidactylus frenatus*, *Hemidactylus mabouia*).
470 *North-Western Journal of Zoology*, 4(2), 236-246.
- 471 Sales, R.F.D., Furtado, O.S., Santos-Junior, D.L., Silva, V.T.C., Duarte, A.F.V., & Freire,
472 E.M.X. (2020). Communal egg-laying and hatchling size in the pygmy gecko
473 *Coleodactylus natalensis* (Squamata: Sphaerodactylidae) in an Atlantic forest site of
474 Brazil. *Herpetology Notes*, 13, 377-383.
- 475 Scheffers, B.R., Evans, T.A., Williams, S.E., & Edwards, D.P. (2014). Microhabitats in the
476 tropics buffer temperature in a globally coherent manner. *Biology Letters*, 10(12),
477 20140819. doi: 10.1098/rsbl.2014.0819
- 478 Sedgeley, J.A. (2001). Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of
479 maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand.
480 *Journal of Applied Ecology*, 38(2), 425-438. doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00607.x

- 481 Smith, G.R., & Ballinger, R.E. (2001). The ecological consequences of habitat and microhabitat
 482 use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology*, 3, 1-28. doi: 10.17161/ch.vi1.11957
- 483 Socci, A.M., Schlaepfer, M.A., & Gavin, T.A. (2005). The importance of soil moisture and leaf
 484 cover in a female lizard's (*Norops polylepis*) evaluation of potential oviposition sites.
 485 *Herpetologica*, 61(3), 233-240. doi: 10.1655/04-67.1
- 486 Sousa, P.A.G., & Freire, E.M.X. (2010). Communal nests of *Hemidactylus mabouia* (Moreau de
 487 Jonnès, 1818) (Squamata: Gekkonidae) in a remnant of Atlantic Forest in northeastern
 488 Brazil. *Biotemas*, 23(3), 231-234. doi: 10.5007/2175-7925.2010v23n3p231
- 489 Steffen, J.E. (2009). Perch-height specific predation on tropical lizard clay models: implications
 490 for habitat selection in mainland neotropical lizards. *Revista de Biología Tropical*, 57(3),
 491 859-864. doi: 10.15517/rbt.v57i3.5498
- 492 Switzer, P.V. (1997). Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral*
 493 *Ecology and Sociobiology*, 40(5), 307-312. doi: 10.1007/s002650050346
- 494 Telemeco, R.S., Elphick, M.J., & Shine, R. (2009). Nesting lizards (*Bassiana duperreyi*)
 495 compensate partly, but not completely, for climate change. *Ecology*, 90(1), 17-22. doi:
 496 10.1890/08-1452.1
- 497 Torkkola, J., & Severino, Z. (2013). Observations of a nesting site for the Green Tree Snake
 498 (*Dendrelaphis punctulata*) in Southeast Queensland. *Herpetofauna*, 43(1-2), 6-13.
- 499 Trivalairat, P., Srichairat, N., & Taksintum, W. (2016). Soil components of the water monitor
 500 lizard (*Varanus salvator*) nest-site selection in lower central Thailand. *Journal of*
 501 *Wildlife in Thailand*, 23, 45-52.
- 502 Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R., & Hošek, J. (Ed.). (2022). *The Reptile Database*. Retrieved from
 503 <http://www.reptile-database.org>

- 504 Warner, D.A., & Andrews, R.M (2002). Nest-site selection in relation to temperature and
505 moisture by the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 58(4), 399-407. doi:
506 10.1655/0018-0831(2002)058[0399:NSIRTT]2.0.CO;2
- 507 Welman, S., & Ibarzabal, I. (2022). Thermal physiology of Tropical House Geckos
508 (*Hemidactylus mabouia*) in a cool temperate region of South Africa. *African Journal of*
509 *Herpetology*, 71(2), 181-193. doi: 10.1080/21564574.2022.2098393
- 510 Woolley, C.K., Hare, K.M., Stenhouse, V., & Nelson, N.J. (2022). Thermal and physical
511 characteristics of the nesting habitat of New Zealand's only endemic oviparous lizard.
512 *New Zealand Journal of Ecology*, 46(1), 3465. doi: 10.20417/nzjecol.46.16

513 Tabela 1 *Parâmetros estatísticos dos efeitos das variáveis estruturais e climáticas no*
 514 *índice de atividade dos sítios de oviposição em Hemidactylus mabouia. Em negrito P-*
 515 *valores significativos. CV significa coeficiente de variação.*

	Estimativa	Erro Padrão	t-valor	P-valor
Intercepto	0,08	0,02	3,46	<0,01
Altura	-1,45e-05	5,45e-05	-0,27	0,79
Abertura	9,25e-05	2,01e-04	0,46	0,65
CV temperatura	3,68e-03	4,67e-03	0,79	0,44
CV umidade	-9,17e-03	2,82e-03	-3,25	<0,01

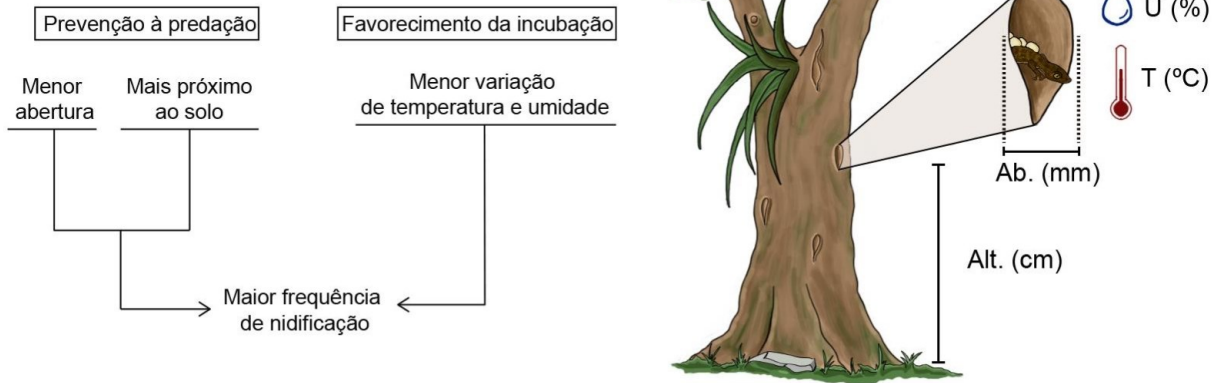
516

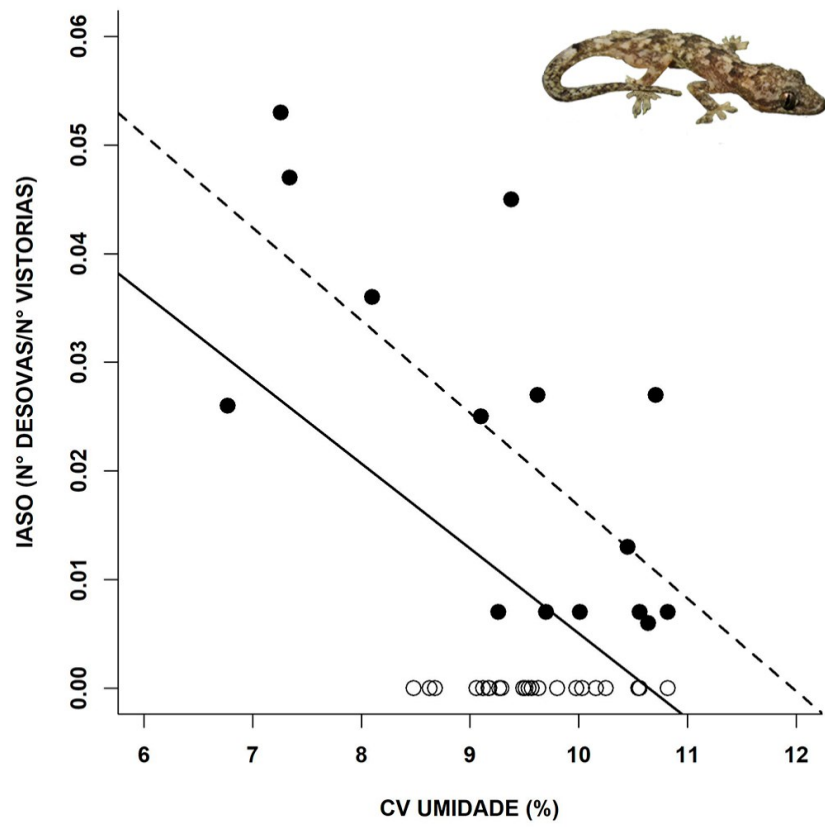
LEGENDAS DE FIGURAS

517 Figura 1 Representação esquemática das previsões deste trabalho: 1) sítios menos
518 acessíveis e/ou 2) mais estáveis climaticamente seriam utilizados frequentemente.

519 Figura 2 Relação negativa entre o coeficiente de variação da umidade e o índice de
520 atividade dos sítios de oviposição em *Hemidactylus mabouia*. Linha tracejada considera
521 apenas os sítios em que houve pelo menos uma desova (pontos pretos) e linha
522 contínua considera sítios usados e não usados (pontos brancos).

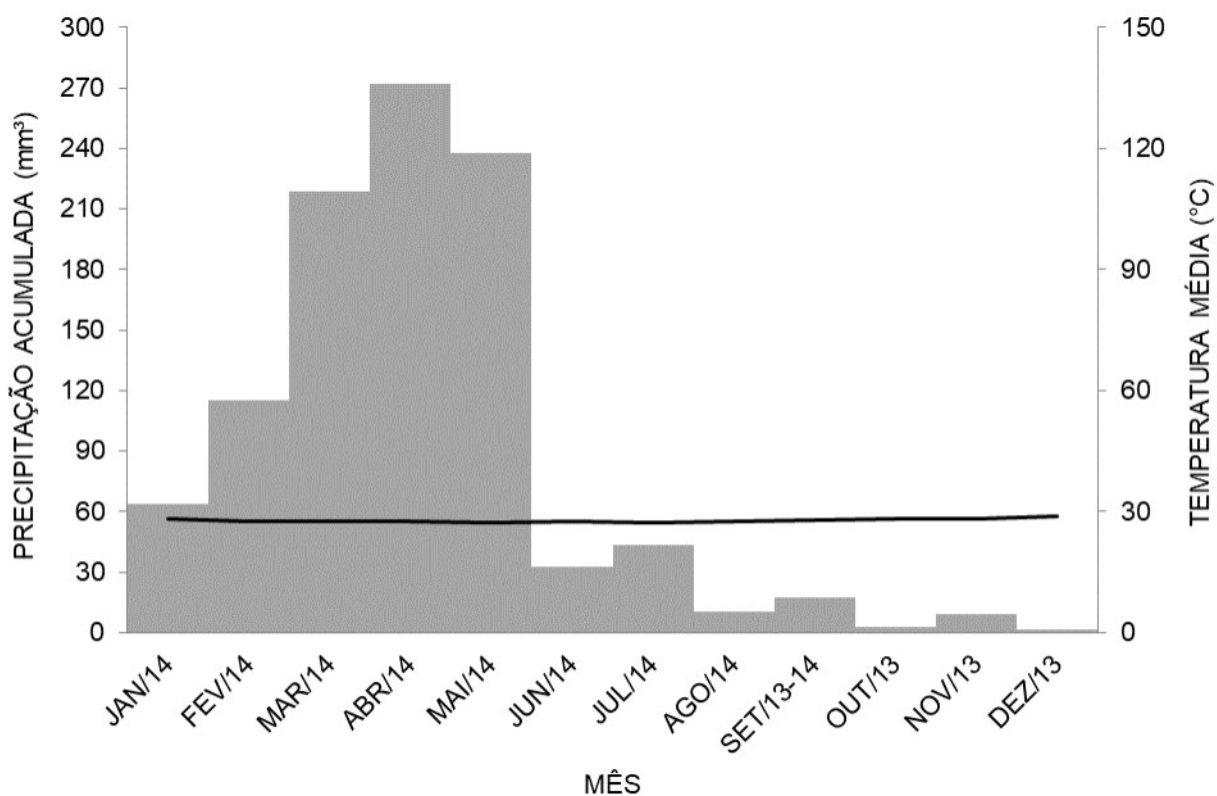
SELEÇÃO DE SÍTÍOS REPRODUTIVOS EM CAVIDADES DE ÁRVORES





523

INFORMAÇÃO SUPLEMENTAR



524 Figura S1. Gráfico ombrotérmico da precipitação mensal acumulada e da temperatura
525 média mensal entre setembro de 2013 e setembro de 2014 na área de estudo
526 (município de Fortaleza, Ceará, Brasil).

Tabela S1. Testes de correlação entre variáveis preditoras. P-valores (em cinza escuro) e coeficientes de correlação (em cinza claro). Correlações significativas são expressas em negrito. Asteriscos indicam correlações de Pearson, enquanto as demais se referem a correlações de Spearman. CV significa coeficiente de variação.

	Altura	Abertura	Profundidade	Umidade Média	Temperatura Média	CV Temperatura	CV Umidade
Altura	1	0,31	0,18*	0,15	0,66	0,74	0,98
Abertura	-0,14	1	<0,01	0,71	0,54	0,32	0,63
Profundidade	-0,18*	0,43	1	0,55	0,61	0,23	0,19
Umidade Média	-0,23	-0,06	-0,10	1	<0,01	0,80	0,66*
Temperatura Média	0,07	-0,10	0,08	-0,60	1	<0,01*	0,03
CV Temperatura	0,05	0,16	0,19	0,04	0,42*	1	<0,01
CV Umidade	0,01	0,08	0,21	0,07*	0,34	0,59	1

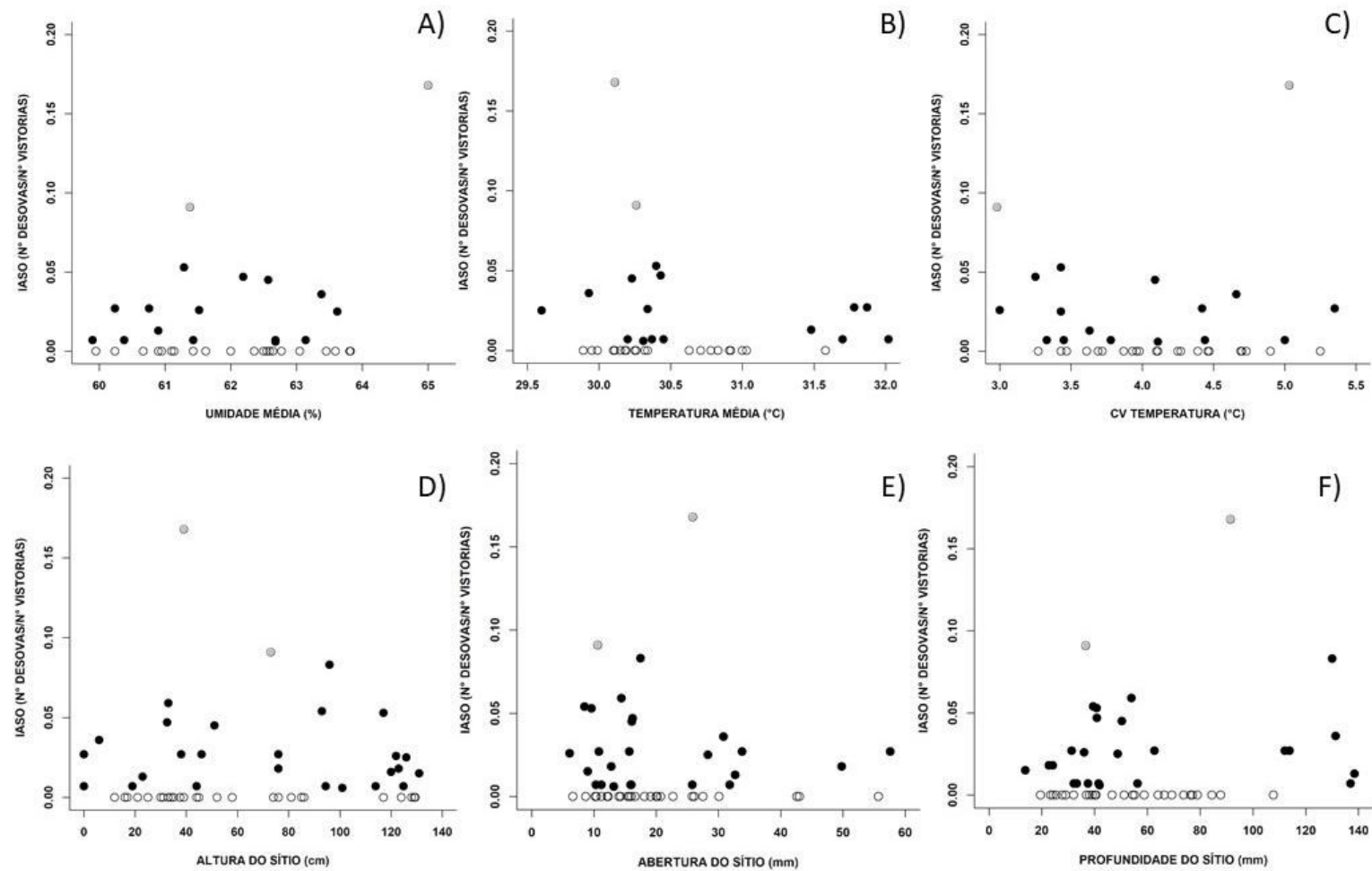


Figura S2. Relação entre variáveis climáticas (média de umidade - A -, média de temperatura - B -, coeficiente de variação de temperatura - C) e estruturais (altura - D -, abertura - E -, profundidade - F) com o índice de atividade

dos sítios de oviposição (IASO). Círculos preenchidos: sítios usados. Círculos vazados: sítios não usados. Círculos cinzas: sítio com atividade discrepante, considerados *outliers*.