

Universidade Estadual de Campinas



**Ecologia Geográfica de *Tropidurus torquatus*
(Squamata: Tropiduridae) em Áreas de Restinga
da Costa Sudeste e Sul-Nordeste do Brasil:
Aspectos Reprodutivos, Ecologia Térmica e
Comunidades de Nematódeos Associados**

Tropidurus

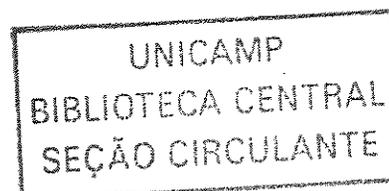
Mara Cíntia Kiefer

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Mara Cíntia Kiefer e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para a obtenção do título de Doutor em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha

Campinas, 2003



JNIDADE PC
Nº CHAMADA T/UNICAMP
K542e
V _____ EX _____
TOMBO BC/ 57164
PROC 16/12/104
C _____ D 2
PREÇO 11.100
DATA 02/03/04
Nº CPD _____

CM00195169-4

IB ID 311244

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

K542e

Kiefer, Mara Cíntia

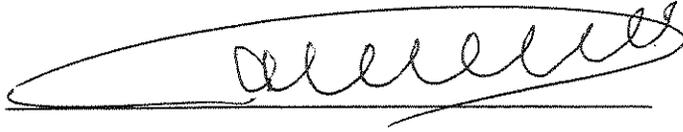
Ecologia geográfica de *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) em áreas de restinga da costa sudeste e sul-nordeste do Brasil: aspectos reprodutivos, ecologia térmica e comunidades de nematódeos associados / Mara Cíntia Kiefer.--
Campinas, SP: [s.n.], 2003.

Orientador: Carlos Frederico Duarte da Rocha
Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas .
Instituto de Biologia.

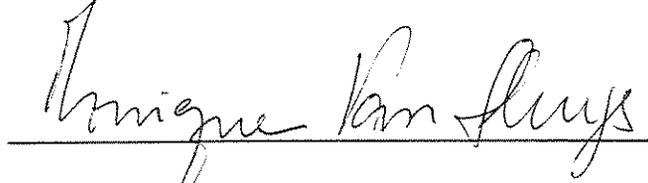
1. Lagarto. 2. Répteis. 3. Parasitismo. I. Rocha, Carlos Frederico Duarte da. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

Data da Defesa: 18/09/2003

Banca Examinadora:



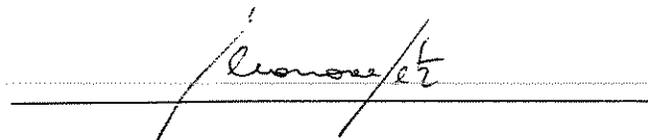
Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha



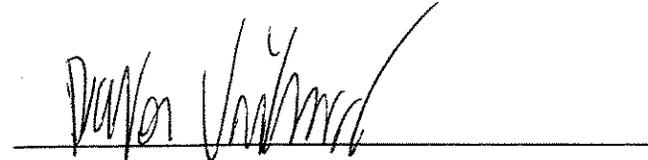
Profa. Dra. Monique Van Sluys



Prof. Dr. Otávio Augusto Vuolo Marques



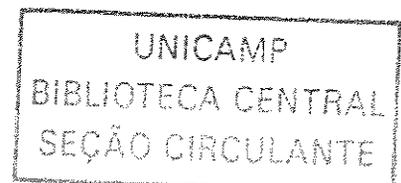
Profa. Dra. Eleonore Zulnara Freire Setz



Prof. Dr. Davor Vrcibradic

Prof. Dr. Keith Spalding Brown Junior

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares



Aos meus pais, Alfredo e Maria Helena, ao meu namorado, Rafael, e à minha amiga, Giovanna, por estarem sempre ao meu lado durante esse período.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para que eu pudesse realizar o meu Doutorado e, em especial

Ao meu orientador, Carlos Frederico Duarte da Rocha (Fred), pelo estímulo, atenção e participação ativa e entusiasmada em todas as etapas desse trabalho e por estar sempre disposto a discutir idéias e tirar dúvidas, sendo um exemplo de ótimo professor e pesquisador;

Aos meus amados pais, Alfredo e Maria Helena, por todo amor, confiança, ajuda e paciência, pelos ensinamentos e oportunidades proporcionados e por estarem sempre presentes, me apoiando e incentivando nos momentos mais difíceis, durante toda a minha vida;

Ao meu querido Rafa (Rafael V. Monteiro), companheiro maravilhoso, pelo amor, paciência, apoio e dedicação (mesmo à distância), e por estar ao meu lado na fase mais difícil e decisiva, me amparando e incentivando quando eu ameaçava desanimar;

À minha melhor amiga, Gi (Giovanna G. Fagundes), pelo carinho, amizade, ajuda e apoio, pelos papos e conselhos (no pessoal e no profissional), e por ser uma amiga com a qual pude contar, nas horas tristes e alegres, durante todos esses anos de convivência;

Às minhas queridas irmãs, Mara Lúcia, Mara Sílvia e Mara Regina, por serem, junto com os meus pais, meu esteio e porto seguro nos momentos alegres e tristes, e ao meu amado sobrinho, Samuel, por ter vindo a este mundo e iluminado minha vida com a sua presença;

À Monique Van Sluys e ao Davor Vrcibradic pelas valiosas dicas e correções sugeridas durante o processo de pré-banca;

Aos membros da banca examinadora Prof. Dr. Otávio A.V. Marques, Prof^a. Dr^a. Monique Van Sluys, Prof^a. Dr^a. Eleonore Z. F. Setz, Prof. Dr. Davor Vrcibradic, Prof. Dr. Keith S. Brown

Jr e Prof. Dr. Arício Xavier Linhares pela participação e importante contribuição para a finalização deste trabalho;

À querida amiga Fernanda Cabral pelo carinho, amizade, desabafos ouvidos e conselhos dados, pela companhia sempre alto astral dentro e fora da Unicamp e pela ótima convivência junto à sua família;

Aos colegas e amigos da UERJ, Mônica Cunha-Barros, Davor Vrcibradic, Conrado A. B. Galdino, Vanderlaine A. Menezes, Angélica F. Fontes, Fábio H. Hatano, Guilherme F. Dutra, Monique Van Sluys e Carlos Frederico D. da Rocha pelo auxílio fundamental na coleta dos lagartos durante a Expedição Restingas Brasileiras e pela ajuda valiosíssima em tantas outras ocasiões;

Às amigas Milene M. Martins, Cinthia A. Brasileiro e Adriana Scárdua e aos amigos Marcelo Rosenau e Heitor Z. Fischer pelas conversas relaxantes e pela companhia sempre divertida e agradável;

Aos colegas e amigos do Laboratório de Herpetologia da Unicamp, Paulo R. Manzani, Ellen Wang, Jivanildo P. Miranda, Ricardo J. Sawaya, Lígia Pizzato do Prado, Vagner Ariedi Jr (Junior) e Luciano A. dos Anjos (Pirata) por tornarem o trabalho de laboratório mais divertido e animado com as conversas e brincadeiras sempre descontraídas e alegres;

Ao Davor Vrcibradic por me ensinar e, principalmente, me ajudar a confeccionar as lâminas e identificar os helmintos, por discutir comigo os resultados obtidos e pela ajuda durante minhas idas à UERJ, principalmente na fase final da tese;

Aos amigos Ricardo J. Sawaya e Daniela F. Bertani pelo salvador empréstimo do monitor para o meu computador e também ao Ricardo pela confecção das fotos de laboratório;

Aos meus queridos sogros, Edna e Octávio Monteiro, pelo apoio e incentivo e por sempre me receberem tão carinhosa e gentilmente em sua casa;

À Adelina Ferreira pela confecção e análise das lâminas histológicas das gônadas dos lagartos e das respectivas fotos;

Às amigas Thereza C. R. Pessoa, Denise D. da Cruz e Luciana C. de Carvalho pela companhia e por toda a ajuda dada durante os dias de trabalho na UERJ;

Ao André Felipe N. Freitas pela confecção do mapa;

Às amigas Bárbara S. Ramos, Mônica Cunha-Barros, Monique Van Sluys e Dilene Drumond, pela gentil hospedagem durante minhas idas ao Rio de Janeiro;

À minha fiel escudeira, Lúcia, por estar sempre cuidando da casa e da “fauna associada”, principalmente durante minhas ausências;

Ao meu eterno mestre Ivan Sazima pelas conversas sempre proveitosas e pela permissão para a utilização do Laboratório de Herpetologia e de sua sala no Depto de Zoologia;

Ao Daniel Russ pela valiosa ajuda “informática” em várias ocasiões;

Ao Dr. Joaquim J. Vicente pelo auxílio na identificação dos helmintos;

Ao Márcio Martins (USP) por permitir o uso do computador do laboratório;

Aos funcionários do Depto de Zoologia da Unicamp, Suely, Luiz, Wilson, Leonor, Eliana e Aderbal, do Setor de Ecologia da UERJ, Paulo e Henrique, e da Pós-Graduação do Instituto de Biologia da Unicamp, Sílvia, Sílvia Helena, Welson e Célia, pelo auxílio nas questões logísticas e burocráticas e pelos “galhos quebrados”;

À Comissão de Pós-Graduação em Ecologia, especialmente ao ex e ao atual coordenadores (Prof. João Vasconcellos Neto e Prof. José Roberto Trigo, respectivamente) pelo auxílio financeiro concedido durante a execução deste trabalho e ao Prof. Trigo pela ajuda na fase final do processo de defesa;

Aos meus fiéis amiguinhos Dodô, Lili, Nina e Pompom pela companhia durante as intermináveis horas em frente ao computador;

Ao CNPq pela concessão da bolsa de Doutorado (Processo N° 146442/1999-7);

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), pelo auxílio financeiro concedido para a realização da Expedição Restingas Brasileiras;

Ao Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração PELD/CNPq/Restinga de Jurubatiba, cujos recursos garantiram toda a parte de investigação desta tese referente à Restinga de Jurubatiba;



PELD/CNPq/Restinga de Jurubatiba

RESUMO GERAL

Estudos sobre ecologia geográfica permitem detectar a ocorrência de variação nos diferentes atributos ecológicos de uma espécie ao longo de sua distribuição geográfica e avaliar em que extensão fatores históricos e/ou ambientais locais explicam essas variações. O lagarto tropidurídeo *Tropidurus torquatus* possui ampla distribuição geográfica, constituindo uma espécie apropriada para estudos de ecologia geográfica. Neste estudo foram investigados três aspectos da ecologia de *T. torquatus* (ecologias reprodutiva, térmica e parasitária) em 10 populações de restinga nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia, incluindo a quase totalidade da extensão da distribuição costeira da espécie. O tamanho mínimo na maturidade foi semelhante para as fêmeas das várias populações, embora os tamanhos corpóreos médios tenham variado. O tamanho médio das ninhadas foi, em geral, baixo e pouco variável, predominantemente constituído por dois ovos e pouco influenciado pelo tamanho da fêmea. O volume dos ovos foi afetado pelo tamanho da fêmea e variou entre as populações. Houve evidência de que as fêmeas produzem mais de uma ninhada por estação reprodutiva em quase todas as restingas. Todas as populações tiveram dimorfismo sexual no tamanho do corpo e, exceto em Maricá, também no tamanho da cabeça, com os machos sempre maiores do que as fêmeas. A variação geográfica existente no tamanho da ninhada e dos ovos pôde ser explicada por fatores filogenéticos (tamanho corpóreo), mas os fatores ambientais locais (estrutura do habitat e características climáticas) também parecem ter influenciado alguns atributos ecológicos (tamanho da ninhada). As populações litorâneas de *T. torquatus* têm tamanho corpóreo médio menor do que as interioranas e as insulares, resultando em diferenças nos vários aspectos reprodutivos e apontando para a possibilidade de que elas constituam um grupo diferenciado dentro da espécie. As temperaturas corpóreas médias em atividade das populações de *T.*

torquatus de restinga foram semelhantes às temperaturas corpóreas registradas para outras populações da espécie. As temperaturas do substrato e do ar influenciaram conjuntamente a temperatura corpórea dos lagartos, mas a importância relativa dessas fontes de calor variou entre as localidades em função das condições climáticas locais. Na maioria das populações, a temperatura do ar predominou como a principal fonte de calor utilizada pelos lagartos. A termorregulação primariamente ativa foi constatada para várias populações: à medida em que as temperaturas ambientais aumentam, os lagartos termorregulam mais ativamente para evitar o aquecimento excessivo. A hipótese de conservatividade filogenética foi comprovada para essas populações: as temperaturas corpóreas em atividade tendem a permanecer constantes ao longo da distribuição geográfica da espécie e as diferenças constatadas resultam da influência das temperaturas ambientais locais sobre elas. Em relação aos helmintos endoparasitas associados, foram registradas pelo menos oito espécies de helmintos infectando as populações de *T. torquatus* nas restingas estudadas. Dentre os nematódeos, foram encontradas quatro espécies “core” (*P. lutzi*, *P. retusa*, *S. oscari* e *P. sceleratus*), três espécies secundárias (*P. venancioi*, *S. lacertilia* e *S. intermedia*) e uma espécie cuja infecção foi acidental (*H. boddaertii*). A composição das comunidades de helmintos variou pouco, pois as espécies “core” ocorreram em todas ou em quase todas as populações do lagarto. A principal variação geográfica ocorreu na estrutura das comunidades componentes, pois as espécies tiveram diferentes abundâncias ao longo das populações. O tamanho do corpo do lagarto influenciou significativamente a riqueza de nematódeos e/ou a intensidade da infecção pelos helmintos em todas as populações. Quando comparado com outras espécies de lagartos, *T. torquatus* tem uma fauna de helmintos rica e complexa e parece constituir uma espécie-chave para a comunidade de parasitas das restingas onde ocorre, pois é importante para manter a riqueza e a estrutura dessas comunidades.

ABSTRACT

Studies of geographical ecology can detect variation in a species' ecological attributes along its geographical range, and determine the extent to which historical factors and/or local environmental factors can explain such variations. The wide geographic distribution of the tropidurid lizard *Tropidurus torquatus* makes it a good model for geographical ecology studies. In the present work three ecological aspects (reproductive traits, thermal ecology and parasite ecology) of *T. torquatus* were investigated in 10 populations of "restinga" (coastal sand dune) habitats along the coast of the states of Rio de Janeiro, Espírito Santo and Bahia. The minimum size at maturity of the females of *T. torquatus* was similar in all studied populations, although the mean body size varied. Mean clutch size was low and showed little variation. The clutch usually contained two eggs, mostly independent of female body size. Egg size was determined by female body size and showed marked interpopulational variation. In almost all populations of *T. torquatus* studied, females produced more than one clutch during each reproductive season.

Sexual dimorphism in size occurred in all populations and, except for the Maricá restinga, in head size as well. Geographical variation in clutch and egg size can be explained by phylogenetic factors (body size), but local environmental factors (habitat structure and climatic conditions) seem to influence some ecological attributes such as clutch size. Coastal populations of *T. torquatus* have a smaller body size than inland and insular populations, resulting in differences in many life history characteristics and suggesting that these coastal populations could make up a single group within the species. The mean body temperature of activity of the coastal *T. torquatus* populations was similar to those of other conspecific populations. The environmental temperatures (substrate and air) together influenced lizard body temperature, but their relative importance varied among the different populations as a consequence of the local climatic

conditions. In most of the populations, air temperature was the main source of heat for the lizards. Active thermoregulation was recorded for several populations studied: as the environmental temperature increases, the lizards tend to thermoregulate more actively to avoid overheating. The conservative phylogenetic hypothesis was confirmed for the coastal populations of *T. torquatus*: the body temperatures in activity tend to remain constant along the geographic distribution of the species, and the differences observed result from the influence of environmental temperatures. At least eight helminth species were recorded in the community infecting *T. torquatus* in coastal populations. Considering only the nematodes, four species were considered “core” (*P. lutzii*, *P. retusa*, *S. oscari* and *P. sceleratus*), three were secondary species (*P. venancioi*, *S. lacertilia* and *S. intermedia*) and one resulted from accidental infection (*H. boddaertii*). The composition of the helminth community varied little as the core species were common in all or almost all lizard populations. The main geographical variation occurred in the structure of the helminth community as the abundance of the parasite species varied along the *T. torquatus* coastal populations. Lizard body size had a strong influence over nematode richness and helminth infection in all populations. Compared with other lizard species, *T. torquatus* has a rich and complex helminth fauna and seems to be a key host species for the coastal restinga parasite community harboured by it and other sympatric lizards, since it helps to maintain the richness and structure of the helminth communities.

ÍNDICE

Introdução Geral.....	01
Referências Bibliográficas.....	05
Espécie Estudada.....	10
Figuras.....	12
Referências Bibliográficas.....	13
Áreas de Estudo.....	14
Figuras.....	16
Referências Bibliográficas.....	19
Capítulo I - Ecologia reprodutiva e dimorfismo sexual em populações costeiras de <i>Tropidurus torquatus</i>.....	21
Introdução.....	22
Objetivos.....	30
Material e Métodos.....	31
Resultados.....	37
<i>Figuras e Tabelas</i>	43
Discussão.....	58
Considerações Finais.....	79
Referências Bibliográficas.....	82
Capítulo II – Ecologia térmica de populações costeiras de <i>Tropidurus torquatus</i>: o efeito do ambiente sobre a temperatura corpórea dos lagartos.....	89
Introdução.....	90

Objetivos.....	96
Material e Métodos.....	97
Resultados.....	101
<i>Figuras e Tabelas</i>	106
Discussão.....	124
Considerações Finais.....	135
Referências Bibliográficas.....	137
Capítulo III – Comunidades de nematódeos associados a populações costeiras de <i>Tropidurus torquatus</i>.....	143
Introdução.....	144
Objetivos.....	148
Material e Métodos.....	149
Resultados.....	154
<i>Figuras e Tabelas</i>	160
Discussão.....	173
Considerações Finais.....	190
Referências Bibliográficas.....	192
Conclusões Gerais.....	198

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos enfocando a ecologia de lagartos têm aumentado bastante nos últimos anos, inclusive no Brasil, país que apresenta uma das mais ricas faunas de lagartos do mundo (Rocha, 1994). No entanto, talvez porque o estágio de conhecimento ainda esteja em seu início e muito pouco se saiba sobre a ecologia da maioria das espécies, grande parte dos trabalhos realizados diz respeito a estudos pontuais, que focalizam uma única população de uma determinada espécie (*e.g.* Schoener, 1967; Sherbrooke, 1975; Rocha, 1989; Colli, 1991; Vitt, 1991b; Van Sluys, 1993; Ribas *et al.*, 1995; Vitt *et al.*, 1997b; Vrcibradic & Rocha, 1998; Bauwens *et al.*, 1999; Fialho *et al.*, 2000; Vrcibradic *et al.*, 2002; Galdino *et al.*, no prelo). Poucos trabalhos abordam as relações entre duas ou mais espécies simpátricas (*e.g.* Vitt & Goldberg, 1983; Bergallo & Rocha, 1993, 1994; Grover, 1996; Rocha & Vrcibradic, 1996; Vrcibradic *et al.*, 2000) ou tentam entender os padrões que regem as comunidades de lagartos (*e.g.* Araújo, 1991; Vitt, 1991a, 1995; Vitt & Zani, 1996; Rocha *et al.*, 2002b). Dessa forma, para a maioria das espécies de lagartos estudadas, grande parte das informações disponíveis sobre os seus diversos aspectos ecológicos provém das conclusões obtidas para apenas uma população e são consideradas representativas do padrão geral da espécie, ainda que a mesma tenha uma distribuição geográfica ampla.

Os estudos de ecologia geográfica permitem avaliar a possível existência de variações nos atributos ecológicos de uma espécie ao longo de sua distribuição geográfica e entender quais processos estão implicados nessas variações. Esses processos estão relacionados à filogenia e/ou história evolutiva da espécie (fonte genética de variação) e ao ambiente em que as populações estão inseridas (fonte ambiental de variação), normalmente atuando conjuntamente sobre a ecologia das espécies (Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988; Losos, 1994; Niewiarowski, 1994). A ocorrência ou não de variações nos atributos ecológicos de uma espécie ao longo de sua

distribuição geográfica representa a resposta da espécie a essas fontes de variação e pode resultar da filogenia (características fixas) e da evolução adaptativa (influência histórica) ou da plasticidade fenotípica (influência do ambiente) (Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988). A compreensão dos padrões gerais de resposta da espécie ao longo de sua distribuição geográfica pode permitir que sejam realizadas previsões em diferentes ambientes sobre o funcionamento ecológico de uma determinada espécie.

A ecologia geográfica de uma espécie pode ser estudada de modo pontual, abordando diferentes populações de uma determinada espécie conjuntamente, ou através do acúmulo das informações obtidas para cada uma das populações ao longo do tempo. Desse modo, estudos de ecologia geográfica ainda são relativamente escassos, embora um pouco mais comuns para lagartos de áreas temperadas (Vitt & Colli, 1994). O teídeo *Aspidoscelis tigris* (= *Cnemidophorus tigris*) (Reeder *et al.*, 2002), por exemplo, é encontrado desde o sul do estado de Idaho, na região oeste dos Estados Unidos, até o México e apresenta variações geográficas latitudinais em diferentes atributos ecológicos tais como período de atividade, temperatura corpórea, dieta e tamanho da ninhada. Essas variações geográficas estão relacionadas ao ambiente físico nas populações do norte e às interações bióticas nas populações do sul (Pianka, 1970). O tamanho da ninhada e outras características da história de vida também variam entre populações em espécies de Phrynosomatidae como *Uta stansburiana* (Tinkle, 1967), *Sceloporus undulatus* (Tinkle & Ballinger, 1972) e *Urosaurus ornatus* (Dunham, 1982). Por outro lado, os estudos sobre a ecologia térmica têm demonstrado uma forte tendência à conservatividade filogenética nas temperaturas corpóreas em atividade para várias espécies de lagartos (*e.g.* Huey, 1982; Crowley, 1985; Van Damme *et al.*, 1990; Andrews, 1998). Alguns padrões ecológicos, entretanto, parecem estar bem estabelecidos, como é o caso do tamanho de ninhada na família Gekkonidae e a ocorrência de viviparidade em quase todos os membros da família Cordylidae

(Tinkle & Ballinger, 1972).

Para as espécies de áreas tropicais, a disponibilidade de estudos sobre ecologia geográfica ainda é pequena, embora tenha começado a aumentar nos últimos anos. Vitt & Colli (1994) mostraram ocorrer variação geográfica em várias características ecológicas para o teídeo *Ameiva ameiva*, cuja distribuição geográfica é uma das mais amplas dentre as espécies de lagartos neotropicais. Comparando populações de diferentes regiões como o cerrado, a caatinga e a floresta amazônica, os autores mostraram a ocorrência de variações no tamanho corpóreo, tamanho da ninhada e dos ovos e na composição da dieta (Vitt & Colli, 1994). Para a espécie amazônica *Neusticurus eupleopus* (Gymnophthalmidae) foram observadas variações na dieta (tipo e tamanho de presas utilizadas) e em alguns caracteres morfológicos (Vitt *et al.*, 1998). Da mesma forma, o período de atividade e o tamanho e tipo das presas consumidas variaram entre duas populações do teídeo *Kentropyx calcarata*, nos estados do Pará e de Rondônia (Vitt, 1991c). Para o geconídeo amazônico *Gonatodes humeralis* foram constatadas diferenças em relação à morfologia, ao uso do habitat e do microhabitat e aos tipos de presas consumidas entre quatro populações estudadas (Vitt *et al.*, 1997a). Recentemente, Vrcibradic (2001) demonstrou a existência de variação geográfica intraespecífica nos padrões de infecção por nematódeos em *Mabuya agilis* e *M. macrorhyncha* (Scincidae) e no tamanho da prole entre populações serranas e litorâneas de *M. agilis* (Rocha *et al.*, 2002a). Para o teídeo *Cnemidophorus ocellifer*, por outro lado, foram encontradas variações no uso do microhabitat, no período de reprodução e no tamanho da ninhada em populações pertencentes aos ambientes de Cerrado e de Caatinga (Mesquita & Colli, 2003).

O tropidurídeo *Tropidurus torquatus* é uma espécie apropriada para a realização de estudos sobre ecologia geográfica em virtude de sua ampla distribuição geográfica, sua elevada abundância local nos ambientes onde ocorre e também pela facilidade com que os dados podem

ser coletados (veja detalhes da espécie no item "espécie estudada"). Essas características, somadas à ampla ocorrência da espécie ao longo de áreas de restinga localizadas na costa sudeste e sul-nordeste brasileira permitem que vários aspectos da ecologia de *T. torquatus* sejam abordados para avaliar a ocorrência de variações em alguns atributos ecológicos da espécie ao longo da sua distribuição em áreas costeiras e quais podem ser os processos (ambientais ou históricos) que explicam a ocorrência dessas variações geográficas.

No presente estudo foram analisados, ao longo de diferentes capítulos, três aspectos da ecologia de *T. torquatus* em 10 populações de restinga localizadas nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia. No primeiro capítulo foi avaliada a ocorrência de variação geográfica em algumas características reprodutivas de *T. torquatus* como o tamanho mínimo na maturidade, o tamanho da ninhada e dos ovos, a massa relativa da ninhada, a produção de ninhadas múltiplas, a ocorrência de dimorfismo sexual e o modo como o tamanho corpóreo das fêmeas influencia esses parâmetros reprodutivos. No segundo capítulo foi estudada a ecologia térmica das diferentes populações de *T. torquatus* e analisada em que extensão as variáveis ambientais afetam a temperatura corpórea em atividade dos lagartos e o seu comportamento termorregulatório. No terceiro e último capítulo foram investigadas as comunidades de nematódeos associados às populações costeiras de *T. torquatus* e a existência de variação geográfica nos padrões de infecção pelos parasitas ao longo das diferentes populações costeiras da espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDREWS, R.M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. **J. Therm. Biol.** **23**(6): 329-334.
- ARAÚJO, A.F.B. 1991. Structure of a white sand-dune lizard community of coastal Brazil. **Rev. Bras. Biol.** **51**(4): 857-865.
- BALLINGER, R.E. 1983. Life-History Variations In: R.B. Huey; E.R. Pianka & T.W. Schoener (eds.) **Lizard Ecology: studies on a model organism**. Harvard University Press, Cambridge, Massachussets, pp. 241-260.
- BAUWENS, D.; CASTILLA, A.M. & MOUTON, P.F.N. 1999. Field body temperatures, activity levels and opportunities for thermoregulation in an extreme microhabitat specialist, the girdled lizard (*Cordylus macropholis*). **J. Zool.** **249**(1): 11-18.
- BERGALLO, H.G. & ROCHA, C.F.D. 1993. Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **14**(1993): 312-315.
- 1994. Spatial and trophic niche differentiation in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics. **Aus. J. Ecol.** **19**: 72-75.
- COLLI, G.R. 1991. Reproductive Ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. **Copeia** **1991**(4): 1002-1012.
- CROWLEY, S.R. 1985. Thermal sensitivity of sprint-running in the lizard *Sceloporus undulatus*: support for a conservative view of thermal physiology. **Oecologia** **66**: 219-225.
- DUNHAM, A.E. 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life-history phenomena in lizards.

- Herpetologica** 38: 208-221.
- DUNHAM, A.E.; MILES, D.B. & REZNICK, D.N. 1988. Life History Patterns in Squamate Reptiles In: C.Gans & R.B. Huey (eds.) **Biology of the Reptilia, vol 16, Ecology B, Defense and Life History**. Alan R. Liss, Inc., NY, pp. 441-522.
- FIALHO, R.F.; ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 2000. Feeding Ecology of *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae): Ontogenetic Shift in Plant Consumption and Seasonal Trends in Diet. **J. Herpetol.** 34(2): 325-330.
- GALDINO, C.A.B.; ASSIS, V.B.; KIEFER, M.C. & VAN SLUYS, M. no prelo. Reproduction and Fat Body Cycle of *Eurolophosaurus nanuzae* (Sauria:Tropiduridae), from a seasonal habitat of southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**.
- GROVER, M.C. 1996. Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. **J. Herpetol.** 30(2): 152-160.
- HUEY, R.B. 1982. Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles In: C. Gans & F.H. Pough (eds.) **Biology of the Reptilia: physiological ecology** 12: 25-91.
-
- LOSOS, J.B. 1994. Historical Contingency and Lizard Community Ecology In: L.J. Vitt & E.R. Pianka (eds) **Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives**. Princeton University Press, New Jersey, pp. 319-333.
- MESQUITA, D.O. & COLLI, G.R. 2003. Geographical Variation in the Ecology of Populations of Some Brazilian Species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). **Copeia** 2003(2): 285-298.
- NIEWIAROWSKI, P.H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards In: L.J. Vitt & E.R. Pianka (eds) **Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives**. Princeton University Press, New Jersey, pp. 31-49.
- PIANKA, E.R. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different

- parts of its geographic range. **Ecology** **51**(4): 703-720.
- REEDER, T.W.; COLE, C.J. & DESSAUER, H.C. 2002. Phylogenetic Relationships of Whiptail Lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A Test of Monophyly, Reevaluation of Karyotypic Evolution, and Review of Hybrid Origins. **Amer. Mus. Novit.** **3365**: 1-61.
- RIBAS, S.C.; ROCHA, C.F.D.; TEIXEIRA-FILHO, P.F. & VICENTE, J.J. 1995. Helminths (Nematoda) of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Sauria: Teiidae): assessing the effect of rainfall, body size and sex in the nematode infection rates. **Cienc. Cult.** **47**(1/2): 88-91.
- ROCHA, C.F.D. 1989. Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of Southeastern Brazil. **J. Herpetol.** **23**(3): 292-294.
- 1994. A ecologia de lagartos no Brasil : *status* e perspectivas Em: **Herpetologia no Brasil, 1**. L.B. Nascimento; A.T. Bernardes & G.A. Cotta (eds.), PUCMG, Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias, Minas Gerais, pp. 35-38.
- ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 1996. Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a Brazilian restinga habitat. **Aus. J. Ecol.** **21**: 110-113.
- ROCHA, C.F.D.; VRCIBRADIC, D.; TEIXEIRA, R.L. & CUZZUOL, M.G.T. 2002a. Interpopulational Variation in Litter Size of the Skink *Mabuya agilis* in Southeastern Brazil. **Copeia** **2002**(3): 857-864.
- ROCHA, C.F.D.; DUTRA, G.F.; VRCIBRADIC, D. & MENEZES, V. A. 2002b. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos archipelago: species list and ecological aspects. **Braz. J. Biol.** **62**(2): 285-291.
- SCHOENER, T.W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. **Science** **155**: 474-477.
- SHERBROOKE, W.C. 1975. Reproductive Cycle of a Tropical Teiid Lizard, *Neusticurus*

- ecpleopus* Cope, in Peru. **Biotropica** 7(3): 194-207.
- TINKLE, D.W. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard *Uta stansburiana*. **Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Mich.** 132: 1-182.
- TINKLE, D.W. & BALLINGER, R.E. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. **Ecology** 53(4): 570-584.
- VAN DAMME, R.; BAUWENS, D. & VERHEYEN, R.F. 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. **Oikos** 57: 61-67.
- VAN SLUYS, M. 1993. The Reproductive Cycle of *Tropidurus itambere* (Sauria: Tropiduridae) in Southeastern Brazil. **J. Herpetol.** 27(1): 28-32.
- VITT, L.J. 1991a. An Introduction to the Ecology of Cerrado Lizards. **J. Herpetol.** 25(1): 79-90.
- 1991b. Ecology and life history of the scansorial arboreal lizard *Plica plica* (Iguanidae) in Amazonian Brazil. **Can. J. Zool.** 69: 504-511.
- 1991c. Ecology and life history of the wide-foraging lizard *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. **Can. J. Zool.** 69: 2791- 2799.
- 1995. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. **Occ. Pap. Oklahoma Mus. Nat. Hist.** 1: 1-29.
- VITT, L.J. & GOLDBERG, S.R. 1983. Reproductive Ecology of Two Tropical Iguanid Lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. **Copeia** 1983(1): 131-141.
- VITT, L.J. & COLLI, G.R. 1994. Geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. **Can. J. Zool.** 72: 1986-2008.
- VITT, L.J. & ZANI, P.A. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. **Can. J. Zool.** 74: 1313-1335.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & MONTEIRO DE BARROS, A.A. 1997a. Ecological Variation among

Populations of the Gekkonid Lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon Basin. **Copeia** **1997**(1): 32-43.

VITT, L.J.; ZANI, P.A. & ÁVILA-PIRES, T.C.S. 1997b. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (= *Plica*) *umbra* in the Amazon region. **Can. J. Zool.** **75**: 1876-1882.

VITT, L.J.; ZANI, P.A.; ÁVILA-PIRES, T.C.S. & ESPÓSITO, M.C. 1998. Geographical ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* in the Amazon rain forest. **Can. J. Zool.** **76**: 1671-1680.

VRCIBRADIC, D. 2001. **Ecologia de Cinco Espécies de *Mabuya* (Lacertilia; Scincidae) no Sudeste do Brasil: Padrões Reprodutivos, Térmicos, Tróficos e Comunidades de Nematódeos Parasitas Associados.** Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP, 197pp.

VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 1998. The ecology of the skink *Mabuya frenata* in an area of rock outcrops in Southeastern Brazil. **J. Herpetol.** **32**(2): 229-237.

VRCIBRADIC, D.; CUNHA-BARROS, M.; VICENTE, J.J.; GALDINO, C.A.B.; HATANO, F.H.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2000. Nematode infection patterns in four sympatric lizards from a restinga habitat (Jurubatiba) in Rio de Janeiro state, southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **21**: 307-316

VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C.F.D.; BURSEY, C.R. & VICENTE, J.J. 2002. Helminths infecting *Mabuya agilis* (Lacertília, Scincidae) in a “restinga” habitat (Grumari) of Rio de Janeiro, Brazil. **Amphibia-Reptilia** **23**: 109-114.

ESPÉCIE ESTUDADA

As espécies de lagartos que compõem a família Tropicuridae ocorrem na América do Sul e no Arquipélago dos Galápagos (Frost, 1992; Frost *et al.*, 2001) e estão distribuídas em três sub-famílias: Leiocephalinae, Liolaeminae e Tropicurinae (Frost, 1992). A sub-família Tropicurinae compreende os gêneros *Eurolophosaurus*, *Microlophus*, *Plica*, *Strobilurus*, *Tropicurus*, *Uracentron* e *Uranoscodon*, englobando um total de 50 espécies (Frost *et al.*, 2001). Essa taxonomia foi proposta por Frost *et al.* (2001) com base em análises filogenéticas que utilizaram, com algumas correções, caracteres morfológicos já considerados em um estudo anterior (Frost, 1992), novos caracteres propostos por esses e por outros autores (Harvey & Gutberlet, 2000) e também dados moleculares.

O gênero *Tropicurus* Wied-Neuwied, 1825 compreende 21 espécies, encontradas em quase toda a América do Sul cisandina tropical e sub-tropical (Harvey & Gutberlet, 1998; Frost *et al.*, 2001). Atualmente, as espécies do gênero estão distribuídas em 4 grupos de espécies: grupo *spinulosus*, grupo *bogerti*, grupo *semitaeniatus* e grupo *torquatus* (Frost *et al.*, 2001).

A espécie *Tropicurus torquatus* Wied, 1820 (Figuras 1 e 2), objeto do presente estudo, é típica de áreas abertas e tem uma das mais amplas distribuições geográficas do gênero, sendo encontrada desde o centro-norte do Brasil até o norte da Argentina (Rodrigues, 1987, 1988). No Brasil, ocorre em regiões de Cerrado nos estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Maranhão, em áreas pertencentes ao Domínio Florestal Atlântico dos estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia e em áreas de dunas e restingas costeiras, desde o Rio de Janeiro até perto de Salvador (Rodrigues, 1987). A espécie é caracterizada por possuir duas bolsas de acarianos muito rasas na lateral do pescoço, duas a três áreas na região axilar com grânulos e uma pequena prega na virilha também revestida por grânulos (Rodrigues, 1987).

Rodrigues (1987) distingue dois grupos geográficos de *T. torquatus*: as populações interioranas e as litorâneas, que diferem entre si no padrão de coloração e em algumas características morfológicas e ecológicas. As populações litorâneas compreendem todas as populações que ocorrem na costa do Brasil, em áreas de dunas e restingas, desde o Rio de Janeiro (RJ) até a cidade de Guaibim, na Bahia, que fica 50 km ao sul de Salvador (Rodrigues, 1987). As demais constituem as populações interioranas da espécie. Nas populações de restinga, os indivíduos são avistados com maior frequência sobre a areia nua ou folhiço, à beira ou no interior das moitas, mas utilizam também as árvores, os arbustos e as bromélias como microhabitat (Rodrigues, 1987; Teixeira-Filho *et al.*, 1996, obs. pess.). Possuem menor tamanho corpóreo, em relação aos lagartos das populações interioranas, e um colorido de fundo castanho claro muito estampado com pontuações brancas ou amareladas, o que lhes confere uma aparência mais clara e críptica (Rodrigues, 1987). As unhas são proporcionalmente mais longas e afiladas e constituem, aparentemente, uma adaptação para o deslocamento em habitats arenosos (Rodrigues, 1987).



Figura 1: Macho adulto de *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) sobre galho de árvore na restinga de Prado, BA (Foto: M.C. Kiefer).



Figura 2: Fêmea ovígera de *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) sobre folhíço, em beira de moita, na restinga de Prado, BA (Foto: M.C. Kiefer).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- FROST, D.R. 1992. Phylogenetic Analysis and Taxonomy of the *Tropidurus* Group of Lizards (Iguania: Tropiduridae). **Amer. Mus. Novit.** **3033**: 1-68.
- FROST, D.R.; RODRIGUES, M.T.; GRANT, T. & TITUS, T.A. 2001. Phylogenetics of the Lizard Genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): Direct Optimization, Descriptive Efficiency, and Sensitivity Analysis of Congruence Between Molecular Data and Morphology. **Mol. Phylog. and Evol.** **21**(3): 352-371.
- HARVEY, M.B. & GUTBERLET, R.L. 1998. Lizards of the genus *Tropidurus* (Iguania: Tropiduridae) from the Serranía de Huanchaca, Bolivia: new species, natural history, and a key to the genus. **Herpetologica** **54**(4): 493-520.
-
- 2000. A phylogenetic analysis of the tropidurine lizards (Squamata: Tropiduridae), including new characters of squamation and epidermal microstructure. **Zool. J. Linn. Soc.** **128**: 189-233.
-
- RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, Ecologia e Zoogeografia dos *Tropidurus* do Grupo *Torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arq. Zool.** **31**(3): 105-230.
- 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae) In: W.R. Heyer & P.E. Vanzolini (eds.) **Proceedings of a Workshop on Neotropical Distributional Patterns**. Acad. Bras. Ciências, Rio de Janeiro, pp. 305-315.
- TEIXEIRA-FILHO, P.F.; ROCHA, C.F.D. & RIBAS, S.C. 1996. Ecologia termal e uso do habitat por *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil In: J.E. Péfaur (ed.) **Herpetologia Neotropical**. Actas del II Congreso Latinoamericano de Herpetología, II Volumen. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes, Merida, Venezuela, pp. 255-267.

ÁREAS DE ESTUDO

Restingas são planícies de cordões litorâneos com substrato arenoso altamente salino, originadas no Quaternário e que constituem habitats característicos do bioma da Mata Atlântica, localizados na interface entre os ambientes marinho e continental e que se estendem por cerca de 5.000 km ao longo da costa brasileira (Lacerda *et al.*, 1984; Suguio & Tessler, 1984; Araújo & Lacerda, 1992). A formação original desses depósitos arenosos costeiros é variada e foi influenciada pelos ventos, pela deriva litorânea e por movimentos de regressões e transgressões marinhas (Turcq, 1984). Nas restingas predomina uma vegetação herbácea-arbustiva esparsa, com plantas adaptadas à alta salinidade e ao solo arenoso (Suguio & Tessler, 1984). Entretanto, as áreas de restinga ao longo da costa brasileira apresentam diferenças acentuadas em sua fisionomia, estrutura e composição florística (Lacerda *et al.*, 1984; Rocha & Bergallo, 1997; Rocha, 2000). Desse modo, cada restinga constitui um habitat com complexidade estrutural (*e.g.* diversidade na altura da vegetação, ocorrência de bromélias e cactos e frequência de espaçamentos na vegetação com insolação direta sobre o solo) e heterogeneidade ambiental particulares, variação que pode se refletir na riqueza e na abundância das espécies e na biomassa total da fauna associada (Rocha & Bergallo, 1997; Rocha, 2000). De modo geral, as restingas localizadas ao longo da costa brasileira estão submetidas a níveis variados de degradação (*e.g.* expansão imobiliária, deposição de lixo e remoção de areia), resultando em rápida redução de suas respectivas áreas (Rocha *et al.*, 2003).

As áreas de restinga utilizadas no presente estudo para as coletas dos exemplares do lagarto *Tropidurus torquatus* estão localizadas ao longo da costa brasileira nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e sul da Bahia, compreendendo 10 localidades (Figura 1), listadas a seguir:

Estado do Rio de Janeiro:

- Restinga de Grumari, município do Rio de Janeiro (23° 05' S; 43° 30' W)
- Restinga de Barra de Maricá, município de Maricá (22° 57' S; 42° 50' W)
- Restinga de Massambaba, município de Arraial do Cabo (22° 56' S; 42° 12' W)
- Restinga de Jurubatiba, município de Macaé (22° 17' S; 41° 41' W)
- Restinga de Grussaí, município de São João da Barra (21° 44' S; 41° 02' W)

Estado do Espírito Santo:

- Restinga de Praia das Neves, município de Presidente Kennedy (21° 15' S; 40° 58' W)
- Restinga de Setiba, município de Guarapari (20° 35' S; 40° 27' W)
- Restinga de Guriri, município de São Mateus (18° 41' S; 39° 45' W)

Estado da Bahia:

- Restinga de Prado, município de Prado (17° 18' S; 39° 13' W)
- Restinga de Trancoso, município de Trancoso (16° 39' S; 39° 05' W)

As áreas de restinga estudadas (Figuras 2 e 3) são caracterizadas pelo clima quente e úmido, com verão quente e chuvoso e inverno seco, correspondente ao tipo Aw, de acordo com o sistema de Köppen (Nimer, 1972; Vallejo & Vallejo, 1981; Franco *et al.*, 1984). A temperatura média é pouco variável, mantendo-se ao redor de 23°C e a precipitação média ao longo dessas áreas varia entre 1000 e 1350 mm. A precipitação máxima ocorre no verão, entre os meses de dezembro e março, e a mínima é registrada no inverno, no período de maio a setembro (Nimer, 1972, 1979).

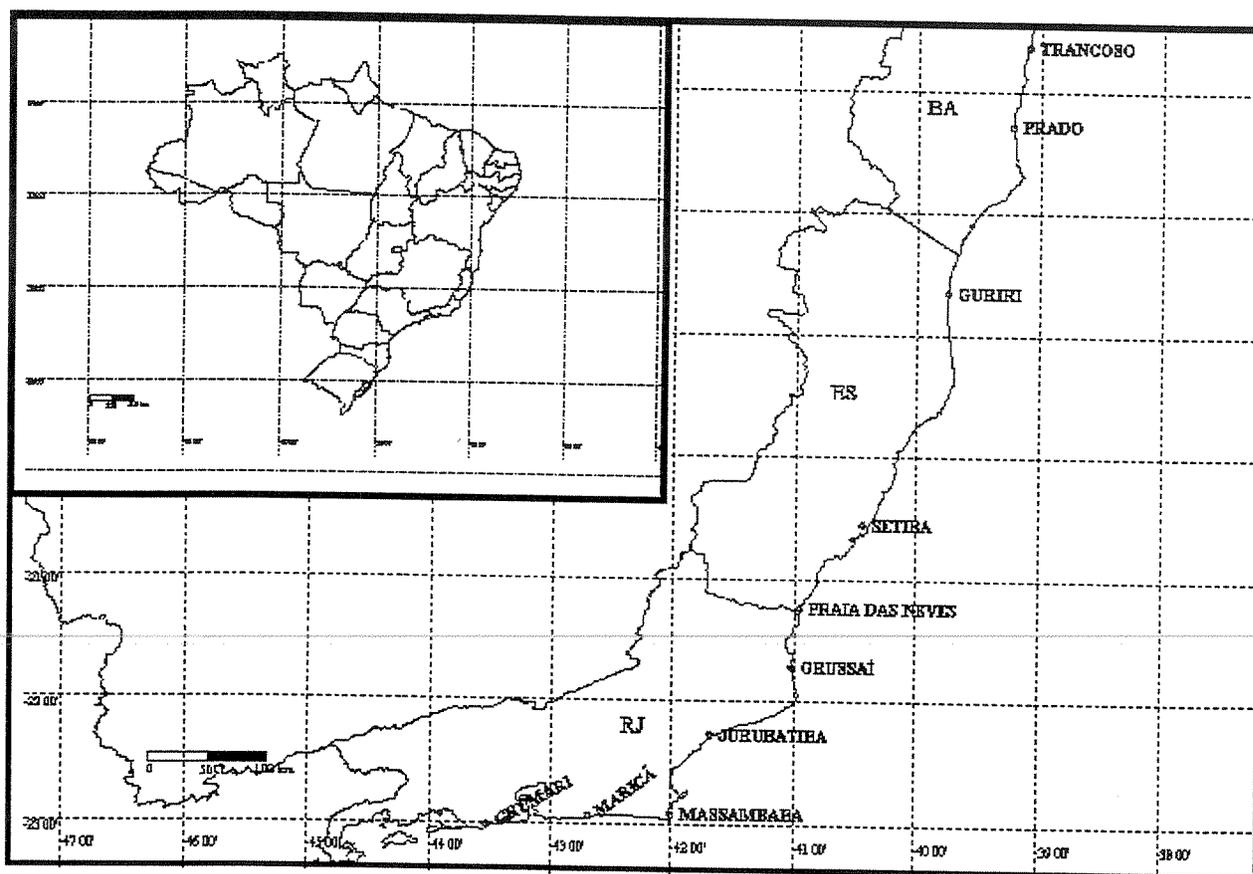


Figura 1: Localização das 10 áreas de restinga utilizadas para o estudo da ecologia geográfica do lagarto *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae), ao longo da costa brasileira, nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia.

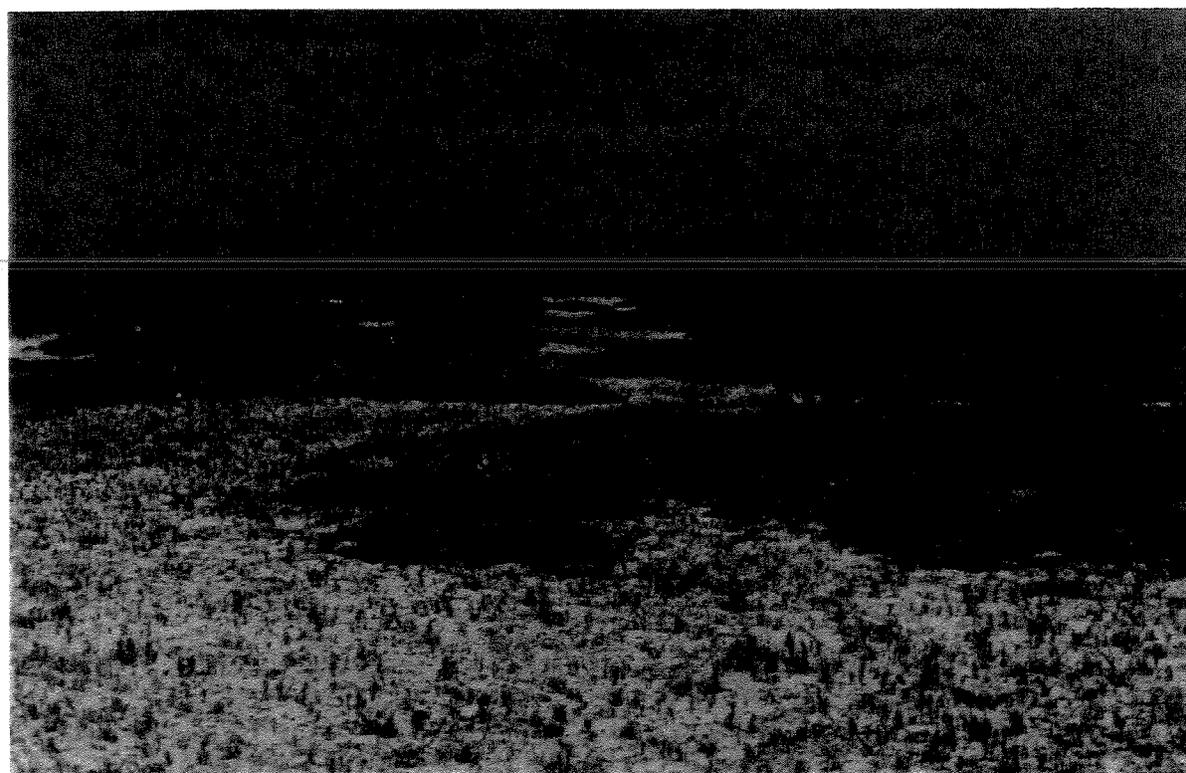
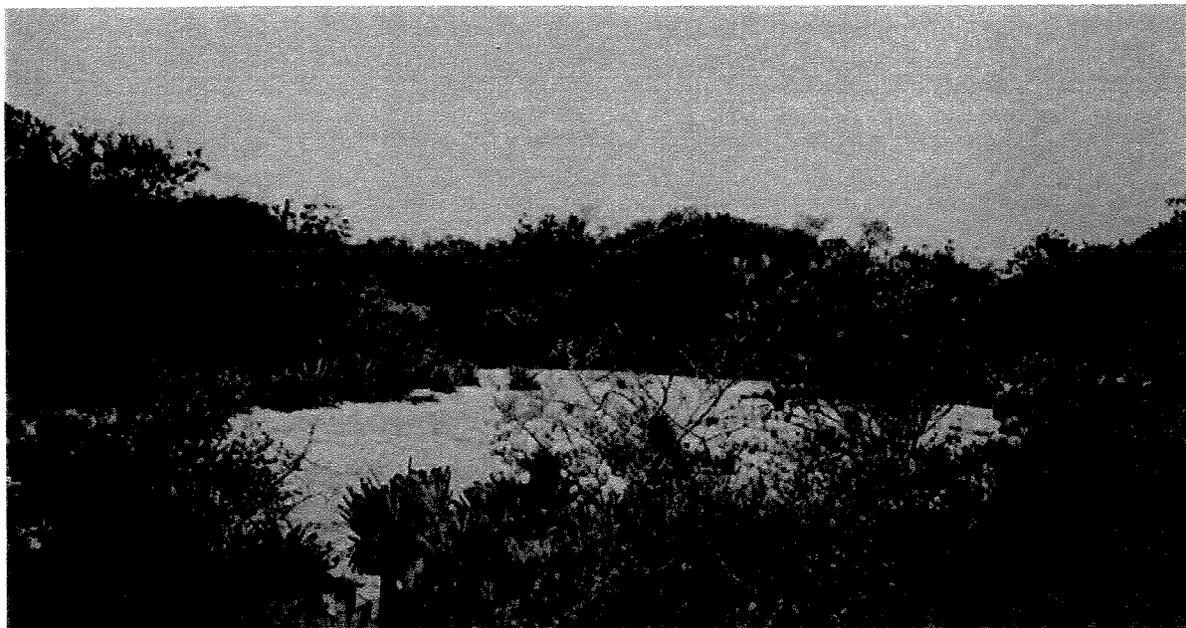


Figura 2: Aspecto geral das restingas de Barra de Maricá, município de Maricá, RJ (acima) e Grussaí, município de São João da Barra, RJ (abaixo) (Fotos: C.F.D. Rocha e M. Van Sluys).

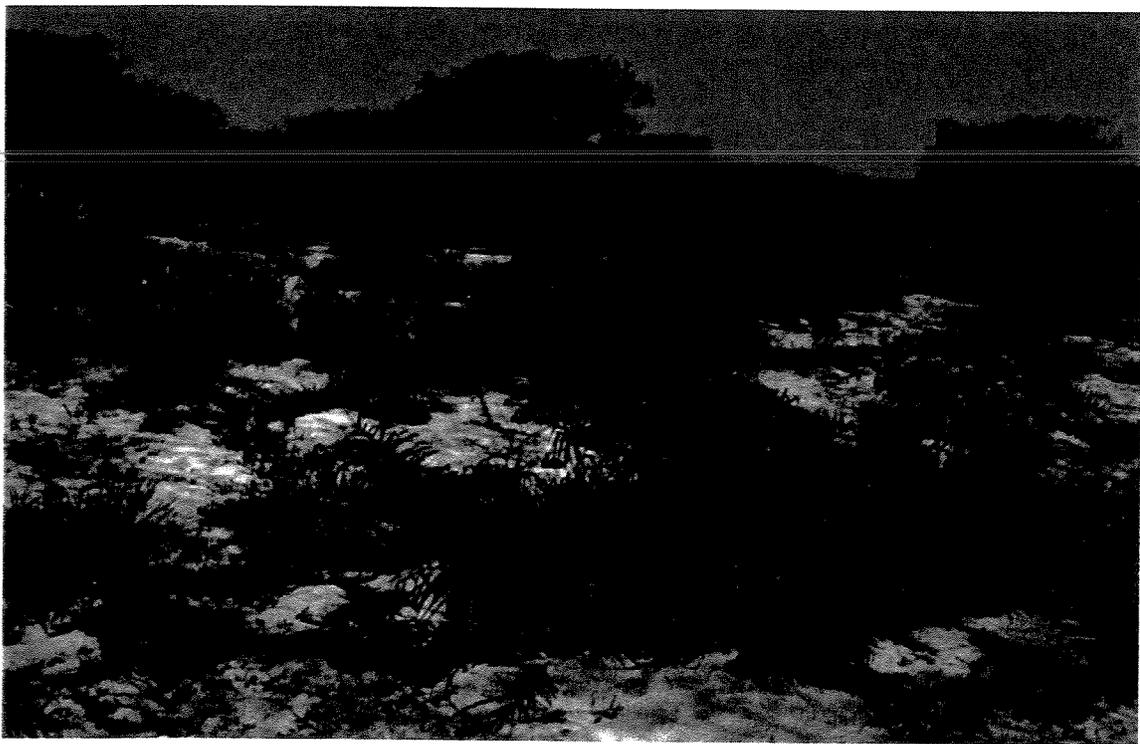


Figura 3: Aspecto geral das restingas de Praia das Neves, município de Presidente Kennedy, ES (acima) e Prado, município de Prado, BA (abaixo) (Fotos: C.F.D. Rocha e M.C. Kiefer).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, D.S.D. & LACERDA, L.D. 1992. A natureza das restingas. **Ciência Hoje. Volume Especial Eco-Brasil**: 26-32.
- FRANCO, A.C.; VALERIANO, D.M.; SANTOS, F.M.; HAY, J.D.; HENRIQUES, R.P.B. & MEDEIROS, R.A. 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da Restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro Em: L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.) **Restingas: Origem, Estrutura e Processos**. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras, Centro Editorial da Universidade Federal Fluminense, Niterói, RJ, pp. 413-423.
- LACERDA, L.D.; ARAÚJO, D.S.D.; CERQUEIRA, R. & TURCQ, B. 1984. **Restingas: Origem, Estrutura e Processos**. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras, Centro Editorial da Universidade Federal Fluminense, Niterói, RJ, 475pp.
- NIMER, E. 1972. Climatologia da Região Sudeste do Brasil: Introdução à Climatologia Dinâmica - Subsídios à Geografia Regional do Brasil. **Rev. Bras. Geogr.** **34**: 3-48.
- 1979. **Climatologia do Brasil**. IBGE, Rio de Janeiro, RJ, 422pp.
- ROCHA, C.F.D. 2000. Biogeografia de répteis de restinga: distribuição, ocorrência e endemismos Em: F.A. Esteves & L.D. Lacerda (eds.) **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. Computer & Publish Editoração Gráfica, Núcleo de Pesquisas Ecológicas de Macaé (NUPEM/UFRJ), Rio de Janeiro, RJ, pp. 99-116.
- ROCHA, C.F.D. & BERGALLO, H.G. 1997. Intercommunity variation in the distribution of abundance of dominant lizard species in restinga habitats. **Cien. Cult.** **49**(4): 269-274.
- ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G.; ALVES, M.A.S. & VAN SLUYS, M. 2003. Fatores Predominantes de Pressão de Degradação nas Restingas dos Corredores e Diversidade de Vertebrados Terrestres Em: C.F.D. Rocha, H.G. Bergallo, M.A.S. Alves & M. Van Sluys

- (eds.) **A Biodiversidade nos Grandes Remanescentes Florestais do Estado do Rio de Janeiro e nas Restingas da Mata Atlântica**. RiMa Editora, São Carlos, SP, pp. 75-79.
- SUGUIO, K. & TESSLER, M.G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura Em: L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.) **Restingas: Origem, Estrutura e Processos**. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras, Centro Editorial da Universidade Federal Fluminense, Niterói, RJ, pp. 15-25.
- TURCQ, B. 1984. Ambiente Físico Em: L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.) **Restingas: Origem, Estrutura e Processos**. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras, Centro Editorial da Universidade Federal Fluminense, Niterói, RJ, p. 01.
- VALLEJO, L.R. & VALLEJO, M.S. 1981. Contribuição ao estudo ecológico dos microartrópodos do "litter" na Restinga de Maricá, RJ. **Rev. Bras. Biol.** **41**(3): 535-543.
-

CAPÍTULO I

**ECOLOGIA REPRODUTIVA E DIMORFISMO SEXUAL EM
POPULAÇÕES COSTEIRAS DE *TROPIDURUS TORQUATUS***

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

INTRODUÇÃO

Estratégias e ciclos reprodutivos de lagartos

A reprodução em lagartos tem sido objeto de estudo de vários autores, principalmente a partir do final da década de 60. Desde então, importantes estudos e revisões foram realizados, formulando e testando hipóteses e estabelecendo padrões que permitem entender vários aspectos da história de vida das espécies (Tinkle *et al.*, 1970; Sherbrooke, 1975; Vitt & Congdon, 1978; Shine, 1980; Vitt, 1981, 1990; Andrews, 1982; Duvall *et al.*, 1982; Fitch, 1982; Marion, 1982; Rand, 1982; Vitt & Price, 1982; Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988; Niewiarowski, 1994).

O termo “estratégia reprodutiva” pode ser entendido como o conjunto coevoluído de adaptações dos vários aspectos da história de vida de uma população (Tinkle *et al.*, 1970), que permite a ela o sucesso reprodutivo e a sobrevivência em um determinado ambiente. Com base nessas adaptações, foram inicialmente reconhecidas duas estratégias reprodutivas principais para as espécies de lagartos: maturadores-precoces com múltiplas ninhadas (“early-maturing, multiple-brooded”) e maturadores-tardios com ninhada única (“late-maturing, single-brooded”) (Tinkle *et al.*, 1970). Os maturadores-precoces são quase sempre ovíparos e tendem a produzir várias ninhadas por estação reprodutiva, cujos tamanhos são comparativamente menores do que as produzidas pelos maturadores-tardios. A maior parte da variação no tamanho das ninhadas produzidas pelos maturadores-precoces é consequência da influência do tamanho corpóreo da fêmea e da idade desta no primeiro evento reprodutivo. Em contra-partida, a viviparidade é muito comum dentre os maturadores-tardios, que produzem apenas uma ninhada por ano e ocorrem principalmente em áreas temperadas. As espécies maturadoras-precoces, por sua vez, tendem a uma distribuição tropical e temperada (Tinkle *et al.*, 1970).

Posteriormente, Dunham *et al.* (1988) demonstraram que as estratégias reprodutivas

existentes dentre as espécies de lagartos não se resumiam à dicotomia estabelecida por Tinkle *et al.* (1970). Os padrões de variação da história de vida das espécies eram mais complexos em consequência da influência da distribuição geográfica, da ecologia e da filogenia sobre alguns aspectos reprodutivos como tamanho e idade na maturidade e tamanho da ninhada (Dunham *et al.*, 1988). Desse modo, foram identificadas três estratégias reprodutivas básicas em lagartos: espécies ovíparas com ninhadas múltiplas, espécies vivíparas com ninhadas múltiplas e espécies ovíparas com ninhada única. Dentro de cada uma dessas estratégias podem ser definidas as demais tendências reprodutivas (maturação precoce ou tardia, ninhadas grandes ou pequenas e fêmeas com tamanhos corpóreos maiores ou menores), de acordo com a variação existente em alguns aspectos da história de vida das espécies (Dunham *et al.*, 1988).

Para os lagartos tropicais foram identificados três tipos de ciclos reprodutivos, que podem ocorrer distintamente nos dois sexos: 1) contínuo; 2) contínuo, com variação na atividade reprodutiva e 3) descontínuo (Sherbrooke, 1975). Em ambientes tropicais sazonais podem ser encontradas espécies com os três tipos de ciclos reprodutivos (Vitt, 1990).

Influência da filogenia e dos fatores ambientais sobre a reprodução de lagartos

As variações nas características da história de vida das populações e/ou espécies de lagartos resultam da influência de fatores relacionados a duas fontes: a filogenética ou evolutiva (genética) e a ambiental (não-genética) (Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988; Niewiarowski, 1994). A fonte filogenética determina as características da história de vida de uma população através da filogenia (história evolutiva) ou da evolução adaptativa (adaptação ecotípica), enquanto a fonte ambiental atua através das respostas dadas pela população às variações nos parâmetros ambientais locais (plasticidade fenotípica) (Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988).

Dentre as fontes evolutivas, os fatores que podem exercer influência sobre as estratégias

reprodutivas das espécies são as restrições impostas pela própria filogenia do grupo, o modo de forrageamento e as características morfológicas (formato e tamanho do corpo), as quais podem resultar da adaptação local ao habitat utilizado (Tinkle & Ballinger, 1972; Vitt & Congdon, 1978; Vitt, 1981, 1990; Vitt & Price, 1982; Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988; Niewiarowski, 1994).

As variáveis climáticas, por sua vez, constituem alguns dos parâmetros ambientais que exercem maior influência sobre as características reprodutivas das espécies de lagartos (Dunham *et al.*, 1988). As estratégias reprodutivas das espécies de áreas temperadas são fortemente influenciadas pela temperatura, cuja variação é maior nessas regiões, e pelo fotoperíodo (Tinkle *et al.*, 1970; Duvall *et al.*, 1982; Marion, 1982; Ballinger, 1983). Para as espécies tropicais a pluviosidade, geralmente em conjunto com a umidade, a produtividade do ambiente e o fotoperíodo, é um dos principais fatores afetando a reprodução (Tinkle *et al.*, 1970; Sherbrooke, 1975; Duvall *et al.*, 1982; Fitch, 1982; Ballinger, 1983; Rocha, 1992; Van Sluys, 1993; Vitt & Colli, 1994; Van Sluys *et al.*, 2002; Wiederhecker *et al.*, 2002).

Variações geográficas interpopulacionais na reprodução de lagartos

Embora seja consenso que o ambiente e a filogenia contribuem para as variações geográficas observadas nos aspectos reprodutivos em lagartos, a questão principal está em determinar o quanto dessa variação resulta das influências do ambiente local e/ou da história evolutiva da espécie (Tinkle & Ballinger, 1972; Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988; Vitt, 1992; Niewiarowski, 1994). Estudos enfocando a ocorrência de variação geográfica nas características da história de vida de uma espécie ao longo de sua distribuição podem ajudar a responder essa questão, pois permitem retirar a influência da filogenia e identificar a extensão dos efeitos do ambiente local sobre esses parâmetros reprodutivos (Tinkle & Ballinger, 1972; Dunham *et al.*, 1988; Niewiarowski, 1994). Entretanto, algumas vezes é difícil determinar se as variações

detectadas nas características reprodutivas das populações decorrem de evolução adaptativa ou plasticidade fenotípica, sendo necessária a realização de análises filogenéticas utilizando dados moleculares e também abordagens experimentais (Niewiarowski, 1994).

Variações geográficas interpopulacionais em várias características reprodutivas (duração da estação reprodutiva, tamanhos da ninhada e dos ovos e massa relativa da ninhada) foram constatadas para algumas espécies de lagartos e atribuídas à influência dos fatores ambientais, filogenéticos ou de ambos (Pianka, 1970; Tinkle & Ballinger, 1972; Rand, 1982; Ballinger, 1983 e referências inclusas; Vitt, 1992; Vitt & Colli, 1994; Vrcibradic, 2001; Rocha *et al.*, 2002a).

Nas comunidades de lagartos há uma grande diversidade de estratégias reprodutivas dentre as espécies, mas aquelas pertencentes à mesma família (filogeneticamente próximas) geralmente têm características reprodutivas semelhantes (Vitt, 1992). Portanto, a influência da filogenia suplanta a influência dos fatores ambientais locais sobre os aspectos reprodutivos das espécies quando se trata de níveis taxonômicos superiores como as famílias (Colli, 1991; Vitt, 1992). É provável que parte dessa aparente “inércia filogenética” (Ballinger, 1983) seja explicada pelo modo de forrageamento, um aspecto da ecologia de lagartos altamente relacionado à filogenia do grupo e que exerce forte influência sobre os demais parâmetros ecológicos das espécies, inclusive os reprodutivos (Vitt & Congdon, 1978; Huey & Pianka, 1981; Vitt & Price, 1982; Dunham *et al.*, 1988; Vitt, 1990). Por outro lado, em níveis taxonômicos inferiores, a adaptação aos fatores ambientais locais pode ser preponderante na determinação das características da história de vida das espécies de répteis tropicais (Colli, 1991).

Dimorfismo sexual

O dimorfismo sexual (tamanho e morfologia) ocorre frequentemente em lagartos e tem sido objeto de vários estudos que visam investigar sua ocorrência em determinadas espécies ou

grupos (Stamps, 1983; Carothers, 1984; Cooper & Vitt, 1989; Shine 1989; Anderson & Vitt, 1990; Stamps *et al.*, 1997). Várias hipóteses foram formuladas para explicar a origem e a manutenção do dimorfismo sexual e algumas têm recebido mais atenção do que outras.

A hipótese de seleção sexual (Darwin, 1874) prediz que machos com maior tamanho de corpo e/ou de cabeça têm maior acesso às fêmeas, pois tendem a vencer interações agonísticas com outros machos, estabelecer e defender os melhores territórios ou serem escolhidos pelas fêmeas, obtendo maior sucesso reprodutivo (Carothers, 1984; Shine, 1989; Anderson & Vitt, 1990; Stamps *et al.*, 1997). Na maioria das espécies de lagartos o tamanho corpóreo e as dimensões da cabeça são maiores nos machos (ver revisões em Stamps, 1983; Shine, 1989; Anderson & Vitt, 1990; Stamps *et al.*, 1997), o que reforça a hipótese de seleção sexual e contribui para que ela seja considerada uma das pressões seletivas mais importantes para a evolução e manutenção das diferenças sexuais nos tamanhos do corpo e da cabeça de lagartos (Shine, 1989).

A segregação intersexual de nicho alimentar (Darwin, 1874; Schoener, 1967) também pode explicar o dimorfismo sexual em lagartos (Carothers, 1984; Shine, 1989; Anderson & Vitt, 1990; Stamps *et al.*, 1997). Segundo esta hipótese, as diferenças no tamanho de corpo e/ou cabeça de machos e fêmeas teriam evoluído através de seleção natural em função da influência de fatores ecológicos diversos (*e.g.* competição, utilização de habitat, necessidades nutricionais relacionadas à reprodução), possibilitando a utilização de presas de tamanhos diferentes e, conseqüentemente, originando e mantendo o dimorfismo sexual (Schoener, 1967).

As diferenças no tamanho da cabeça de machos e de fêmeas, independentes do tamanho corpóreo, aparentemente só podem ser explicadas pelas duas hipóteses acima citadas, enquanto o maior tamanho do corpo dos machos ainda pode estar relacionado a outras pressões seletivas como maiores taxas de sobrevivência dos machos, diminuição das taxas de crescimento corpóreo

das fêmeas após a maturidade, cópula forçada e vantagens termorregulatórias para os machos (ver revisão em Anderson & Vitt, 1990). De qualquer forma, é importante considerar que mais de um fator pode estar relacionado à ocorrência e manutenção do dimorfismo sexual observado em uma determinada espécie (Shine, 1989) e que muitas dessas hipóteses, como a seleção sexual, têm premissas cujas comprovações dependem de estudos mais detalhados envolvendo os diferentes aspectos da biologia da espécie (Anderson & Vitt, 1990).

Aspectos reprodutivos das espécies de lagartos tropidurídeos no Brasil

Dentre as espécies de lagartos brasileiras são encontrados todos os tipos de estratégias e ciclos reprodutivos (ver revisões em Rand, 1982; Vitt, 1992 e Rocha, 1994). A maioria das espécies pertencentes à família Tropiduridae, para as quais estão disponíveis informações sobre a reprodução, é considerada maturadora-precoce com múltiplas ninhadas (Prieto *et al.*, 1976; Vitt & Goldberg, 1983; Howland *et al.*, 1990; Vitt, 1991a, 1991b, 1993; Rocha, 1992; Van Sluys, 1993; Vitt & Zani, 1996; Cruz, 1997; Cruz *et al.*, 1997; Vitt *et al.*, 1997b; Van Sluys *et al.*, 2002; Wiederhecker *et al.*, 2002; Galdino *et al.*, no prelo). Os ciclos reprodutivos tendem a ser sazonais (Prieto *et al.*, 1976; Rocha, 1992; Van Sluys, 1993; Martori & A ún, 1994; Cruz, 1997; Cruz *et al.*, 1997; Van Sluys *et al.*, 2002; Wiederhecker *et al.*, 2002; Galdino *et al.*, no prelo), embora para muitas espécies eles se estendam pelo início da estação seguinte (Vitt & Goldberg, 1983; Howland *et al.*, 1990; Vitt, 1991b, 1993; Vitt & Zani, 1996; Vitt *et al.*, 1997b). O tamanho médio das ninhadas varia de dois (Stebbins *et al.*, 1967; Vitt & Goldberg, 1983; Rocha, 1992; Vitt & Zani, 1996; Vitt *et al.*, 1997b; Galdino *et al.*, no prelo) até sete (Vitt, 1993) e está relacionado ao tamanho das fêmeas na maioria das espécies (Prieto *et al.*, 1976; Vitt & Goldberg, 1983; Howland *et al.*, 1990; Vitt, 1991b, 1993; Rocha, 1992; Van Sluys, 1993; Martori & A ún, 1994; Cruz, 1997; Cruz *et al.*, 1997; Rocha *et al.*, 2002b; Van Sluys *et al.*, 2002; Wiederhecker *et*

al., 2002). O dimorfismo sexual ocorre com frequência, quase sempre com machos maiores do que as fêmeas no tamanho do corpo e/ou nas dimensões da cabeça (Stebbins *et al.*, 1967; Howland *et al.*, 1990; Vitt, 1991b, 1993; Pérez-Mellado & De La Riva, 1993; Rocha, 1996; Vitt & Zani, 1996; Cruz, 1997; Vitt *et al.*, 1997b; Pinto, 1999; Dutra, 2000; Van Sluys *et al.*, 2002).

Para *Tropidurus torquatus*, um tropidurídeo comum ao Brasil central e às áreas de baixada litorânea desde o Rio de Janeiro até a Bahia, são escassas as informações sobre a reprodução, apesar da ampla distribuição geográfica da espécie. O único estudo completo sobre o ciclo reprodutivo de *T. torquatus* foi realizado em uma área de Cerrado em Brasília, DF (Wiederhecker *et al.*, 2002). Algumas informações introdutórias sobre a reprodução desta espécie foram obtidas para uma população do Arquipélago dos Abrolhos (Rocha *et al.*, 2002b) e para uma população de restinga do Espírito Santo (Teixeira & Giovanelli, 1999). O dimorfismo sexual foi estudado em algumas populações litorâneas e insulares (Dutra, 2000) e de interior (Pinto, 1999). No entanto, não existem estudos que analisem a ocorrência de variação geográfica nos parâmetros reprodutivos das populações de *T. torquatus* ao longo de sua distribuição geográfica, como os que foram realizados para *Aspidoscelis tigris* (= *Cnemidophorus tigris*) (Pianka, 1970), *Ameiva ameiva* (Vitt & Colli, 1994) e algumas espécies de *Mabuya* (Vrcibradic, 2001; Rocha *et al.*, 2002a). É possível que, de modo semelhante ao que ocorre com outras espécies de *Tropidurus* (e.g. *T. spinulosus*: Vitt, 1991, Martori & A ún, 1994 e Cruz *et al.*, 1997; *T. etheridgei*: Vitt, 1991 e Cruz, 1997 e *T. hispidus*: Prieto *et al.*, 1976 e Vitt, 1993), alguns dos parâmetros reprodutivos de *T. torquatus*, tais como os tamanhos da ninhada e dos ovos, variem ao longo de sua distribuição geográfica.

Neste capítulo, estudamos alguns dos principais aspectos reprodutivos de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga ao longo da costa dos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia, buscando avaliar em que extensão eles variam geograficamente e qual o papel relativo

do ambiente e da filogenia na determinação da história de vida dessas populações e da espécie como um todo. Além disso, foi possível ampliar o conjunto de informações disponíveis sobre a reprodução de uma espécie amplamente distribuída, mas pouco estudada.

OBJETIVOS

O objetivo deste capítulo é analisar a ocorrência de variação geográfica em alguns parâmetros reprodutivos de *Tropidurus torquatus*, comparando 10 populações de restinga distribuídas ao longo da costa brasileira nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia, visando responder às seguintes questões:

- 1) Qual é o menor tamanho reprodutivo das fêmeas e dos machos de *T. torquatus* para cada população estudada e para as populações conjuntamente? A relação entre o tamanho corpóreo médio das fêmeas e o menor tamanho reprodutivo destas varia ao longo das populações estudadas?
- 2) Qual é o tamanho médio das ninhadas produzidas pelas fêmeas de *T. torquatus* de cada população? Em que extensão o tamanho da ninhada varia entre as populações estudadas?
- 3) As fêmeas produzem mais de uma ninhada por estação reprodutiva?
- 4) Qual é o tamanho (volume) médio dos ovos produzidos pelas fêmeas de *T. torquatus* em cada localidade? Em que grau o tamanho dos ovos difere entre as populações estudadas?
- 5) Qual é o valor da massa relativa da ninhada (MRN) para cada população de *T. torquatus* deste estudo? Os valores de MRN diferem entre as diversas populações?
- 6) Em que extensão o tamanho corpóreo das fêmeas influencia o tamanho das ninhadas e dos ovos e os valores de massa relativa da ninhada em cada população?
- 7) Há dimorfismo sexual no tamanho e na forma do corpo para as populações de *T. torquatus* estudadas ou para a espécie como um todo?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta dos dados

Os lagartos foram coletados em 10 áreas de restinga, sendo cinco localizadas no estado do Rio de Janeiro (Grussaí, município de São João da Barra; Barra de Maricá, município de Maricá; Grumari, município do Rio de Janeiro; Massambaba, município de Arraial do Cabo e Jurubatiba, município de Macaé), três no estado do Espírito Santo (Praia das Neves, município de Presidente Kennedy; Setiba, município de Guarapari e Guriri, município de São Mateus) e duas no estado da Bahia (municípios de Trancoso e Prado). Essas áreas foram descritas no item “Áreas de Estudo” e constituem uma amostra substancial das populações de *Tropidurus torquatus* encontradas ao longo da costa brasileira.

Todas as amostragens foram realizadas durante uma mesma estação úmida, no período de novembro de 1999 a março de 2000, para retirar possíveis efeitos da sazonalidade ou diferenças entre anos sobre a ecologia reprodutiva da espécie.

Os lagartos foram coletados com espingardas de ar comprimido, tiras elásticas (garrote cirúrgico) ou laço. A massa (M), o comprimento rostro-cloacal (CRC), o comprimento da boca (RCL: medida do rostro até a comissura labial), o comprimento da cabeça (CC: medida do rostro até a margem posterior do tímpano) e a largura da cabeça (LM: largura da mandíbula) foram registrados com balança de precisão (precisão de 0,01g) e paquímetro (precisão de 0,1mm), respectivamente. No laboratório, os lagartos foram dissecados para análise das gônadas dos machos e das fêmeas.

O estágio reprodutivo das fêmeas foi determinado com base na presença de folículos vitelogênicos, ovos no oviduto e/ou corpos lúteos. Os folículos foram considerados vitelogênicos quando estavam amarelados (acúmulo de vitelo) e o diâmetro era igual ou maior que 3,0mm

(Van Sluys, 1993). O tamanho da ninhada (TN) foi estimado através do número de folículos vitelogênicos ou ovos no oviduto. A presença simultânea de folículos vitelogênicos e ovos no oviduto ou folículos vitelogênicos e corpos lúteos foi utilizada como indicação da produção de pelo menos duas ninhadas por fêmea por estação reprodutiva. Nesses casos, da mesma forma, o tamanho da ninhada foi estimado apenas pela contagem dos ovos ou dos folículos vitelogênicos, nessa ordem. O CRC da menor fêmea com folículos vitelogênicos ou ovos (tamanho mínimo na maturidade) foi utilizado para separar as fêmeas sexualmente maduras, consideradas adultas, das jovens. O comprimento e a largura dos ovos foram medidos com paquímetro digital (precisão de 0,01mm).

A presença de manchas melânicas na aba anal, na parte interna das coxas e no ventre dos machos indica que esses indivíduos atingiram a maturidade sexual (Rodrigues, 1987) e foi o primeiro critério utilizado neste estudo para determinar os machos sexualmente maduros. Aqueles que não tinham manchas melânicas, mas cujo CRC estava próximo do tamanho dos machos considerados maduros, tiveram seu estágio reprodutivo verificado através de análise histológica para a qual foram utilizados o testículo e o epidídimo esquerdos. Esse material foi desidratado, embebido em uma solução de álcool 100% e historesina (1:1) e incluído em historesina. Posteriormente, foi submetido a cortes de $5\mu\text{m}$ e corado com azul de toluidina a 10%. Os machos para os quais foi constatada a presença de espermatozoides nos túbulos seminíferos e/ou no lúmen do epidídimo e que não apresentavam manchas melânicas também foram considerados sexualmente maduros. O CRC do menor macho sexualmente maduro (tamanho mínimo na maturidade) foi utilizado para separar os indivíduos adultos dos jovens.

Análise dos dados

As médias dos tamanhos do corpo (CRC), da cabeça (CC e LM) e da boca (RCL) das

fêmeas e dos machos adultos de cada população foram determinadas através do cálculo da média aritmética (\pm um desvio-padrão) dos valores registrados.

Os tamanhos das ninhadas produzidas pelas fêmeas foram utilizados para calcular, através da média aritmética (\pm um desvio-padrão), o tamanho médio da ninhada (TN) de cada população.

As medidas de comprimento e largura dos ovos foram utilizadas para calcular seus respectivos volumes, através da fórmula para o volume de um elipsóide (Howland *et al.*, 1990):

$$V = 4/3 \pi (L / 2)^2 * C / 2$$

onde L = largura do ovo e C = comprimento do ovo.

Posteriormente, foi calculado o volume médio dos ovos produzidos por fêmea (média aritmética \pm um desvio-padrão) e, em seguida, esses valores foram utilizados para calcular o volume médio dos ovos de cada população (VOvo) (\pm um erro-padrão).

Foram utilizadas duas medidas de massa relativa da ninhada (MRN) (Vitt & Congdon, 1978; Shine, 1980) neste estudo. Na primeira, a massa da ninhada é dividida pela massa corpórea total da fêmea (incluindo a massa da ninhada - MRNnc) (Vitt & Congdon, 1978) e, na segunda, a massa da ninhada é dividida apenas pela massa da fêmea (MRNc) (Shine, 1980). A primeira medida (MRNnc) é muito utilizada em estudos de ecologia reprodutiva de lagartos, mas tende a gerar auto-correlações, pois a massa da fêmea inclui a massa da ninhada (Shine, 1980). Porém, foi considerada a fim de possibilitar comparações com os demais estudos. Os dois tipos de valores de MRN obtidos para as fêmeas foram utilizados para calcular as médias aritméticas (\pm um desvio-padrão) dessas variáveis para cada população estudada (MRNnc e MRNc).

Para avaliar se o CRC das fêmeas influenciou as variáveis TN, VOvo e MRNnc/MRNc em cada população foi utilizada a Análise de Regressão simples ou a Correlação de Spearman, de acordo com a normalidade ou não da distribuição das variáveis, respectivamente (Zar, 1999). As

mesmas relações foram testadas utilizando os dados agrupados de todas as populações.

A ocorrência de diferenças significativas entre os tamanhos da ninhada das populações de *T. torquatus* estudadas foi avaliada pelo teste de Kruskal-Wallis, utilizado devido à distribuição não normal da variável (Zar, 1999). Quando constatada a significância dessas diferenças foi utilizado um teste Post hoc (Zar, 1999) para determinar quais pares de restinga diferiam. Posteriormente, foi realizada uma análise de resíduos para verificar se essas diferenças significativas permaneciam após retirado o efeito do CRC da fêmea sobre o tamanho da ninhada. Para isso foi utilizada a Análise de Regressão simples (Zar, 1999) entre TN e o CRC da fêmea para todas as populações conjuntamente e, em seguida, foi realizado o teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1999) entre os resíduos obtidos com a regressão. Quando constatada a existência de diferenças significativas entre esses resíduos foi realizado um teste Post hoc (Zar, 1999) para detectar quais pares de populações continuaram diferindo significativamente quanto ao tamanho da ninhada, mesmo após ser eliminado o efeito do CRC da fêmea sobre TN.

Os volumes dos ovos das populações estudadas (convertidos em \log_{10} para atingir uma distribuição normal) foram comparados através de Análise de Variância para um fator (Anova) (Zar, 1999) a fim de verificar se houve diferença interpopulacional significativa no tamanho dos ovos produzidos pelas fêmeas de *T. torquatus*. Quando constatada a existência de diferenças significativas foi realizado o teste Post hoc de Tukey (Zar, 1999) para determinar quais pares de populações diferiam. Em seguida, foi utilizada a Análise de Covariância (Ancova) (Zar, 1999) para determinar se essas diferenças significativas permaneciam após ser eliminado o efeito do CRC da fêmea sobre o volume do ovo, utilizando o CRC como covariada.

A ocorrência de diferenças significativas entre as medidas de MRNnc e MRNc das populações de *T. torquatus* foi avaliada através de Análise de Variância para um fator (Anova) (Zar, 1999). Quando confirmadas essas diferenças foi aplicado o teste Post hoc de Tukey (Zar,

1999) para determinar quais pares de populações diferiam. O mesmo procedimento foi utilizado para avaliar a ocorrência de diferenças significativas entre os valores de CRC das fêmeas e dos machos adultos das 10 populações estudadas.

O efeito do tamanho das fêmeas sobre o tamanho com que elas atingem a maturidade sexual foi avaliado através de Análise de Regressão simples (Zar, 1999) entre o tamanho mínimo na maturidade (TMM) registrado para cada população e o CRC médio das respectivas fêmeas. O mesmo procedimento foi utilizado para verificar se o tamanho médio das fêmeas influenciou o tamanho médio da ninhada e o volume médio dos ovos ao longo das populações de *T. torquatus*.

A ocorrência de diferenças significativas no CRC e nas medidas de cabeça (CC e LM) e boca (RCL) de machos e fêmeas de *T. torquatus* foi verificada para cada população, visando detectar a existência de dimorfismo sexual nas mesmas. Foram utilizados a Análise de Variância para um fator (Anova) ou o Teste U de Mann-Whitney (Zar, 1999), de acordo com a normalidade ou não da distribuição das variáveis, respectivamente. Nas populações onde foram constatadas diferenças sexuais significativas em quaisquer dessas variáveis foi avaliado se essas diferenças permaneciam após ser retirado o efeito do CRC sobre elas (CC, LM e RCL). Para isso foram utilizadas a Análise de Covariância (Ancova), com o CRC como covariada (Zar, 1999), ou a análise de resíduos quando a variável não tinha distribuição normal. Na análise de resíduos foi feita uma Regressão simples (Zar, 1999) entre a medida morfométrica em questão e o CRC e, em seguida, os resíduos dessa regressão foram comparados entre os sexos através do Teste U de Mann-Whitney (Zar, 1999).

O grau de variação no dimorfismo sexual entre as populações costeiras de *T. torquatus* foi avaliado através do Índice de Dimorfismo Sexual (Gibbons & Lovich, 1990; Shine, 1994), calculado da seguinte forma:

$$IDS = (\text{CRC médio do maior sexo} / \text{CRC médio do menor sexo}) - 1,0$$

onde o CRC médio se refere apenas às medidas de tamanho dos indivíduos adultos.

Por convenção, o valor resultante deve ser expresso como positivo se as fêmeas forem o sexo de maior tamanho e negativo, se forem os machos.

RESULTADOS

Tamanho mínimo na maturidade para fêmeas e machos de *Tropidurus torquatus*

O número de fêmeas de *T. torquatus* coletadas nas áreas de restinga amostradas neste estudo variou de 9 em Grumari a 67 em Praia das Neves. Em consequência, algumas populações tinham uma amostra muito pequena de fêmeas reprodutivas e/ou eram compostas por fêmeas adultas já senescentes (i.e., comprimento rostro-cloacal elevado quando comparado às demais) e, portanto, o tamanho corpóreo da menor fêmea reprodutiva certamente não refletia o tamanho com que as fêmeas atingem a maturidade sexual. Assim, para essas populações (Guriri, Grumari e Maricá) não foi possível verificar o tamanho mínimo na maturidade.

Dentre as populações para as quais foi possível determinar o tamanho corpóreo da menor fêmea reprodutiva, esse valor esteve entre 51,4mm em Prado e 57,2mm em Jurubatiba (Tabela 1). Desse modo, o tamanho da menor fêmea reprodutiva para a população de Prado foi definido como o tamanho mínimo na maturidade (TMM) para todas as populações costeiras de *T. torquatus*. Portanto, todas as fêmeas com CRC igual ou superior a 51,4mm foram consideradas sexualmente maduras e definidas como adultas.

Não foi constatada relação significativa entre o tamanho mínimo na maturidade e o CRC médio das fêmeas de *T. torquatus* (Análise de Regressão, $r^2 = 0,511$, $p = 0,110$, $n = 06$) ao longo das populações de restinga da costa brasileira.

De modo semelhante ao ocorrido com as fêmeas, em algumas populações a amostra de machos foi pequena e/ou esteve composta predominantemente por indivíduos senescentes. Portanto, o tamanho mínimo na maturidade (TMM) para os machos de *T. torquatus* de restinga também foi definido com base no CRC do menor macho maduro registrado dentre todas as populações conjuntamente.

O tamanho do menor macho reprodutivo variou entre 53,2mm em Prado e 65,0mm em Setiba (Tabela 1). Portanto, o tamanho corpóreo do menor macho reprodutivo da restinga de Prado foi definido como o tamanho mínimo na maturidade para os machos de todas as populações costeiras de *T. torquatus* estudadas. Assim, todos os indivíduos com CRC igual ou superior a 53,2mm foram considerados sexualmente maduros e definidos como adultos.

Frequência de fêmeas reprodutivas de *Tropidurus torquatus*

No período amostrado, dentre as fêmeas consideradas sexualmente maduras, não foram encontradas fêmeas reprodutivas na restinga de Massambaba e em Maricá apenas uma fêmea reprodutiva foi registrada. Portanto, essas populações foram consideradas apenas para as análises de dimorfismo sexual, não tendo sido incluídas nas análises sobre os demais aspectos reprodutivos das populações litorâneas de *T. torquatus*.

A frequência de fêmeas reprodutivas de *T. torquatus* variou entre 5,9% (Maricá) e 97,4% (Praia das Neves) (Figura 1). Em seis das nove localidades, amostradas nos meses de novembro e dezembro, essa frequência foi igual ou superior a 75,0%. Nas três áreas restantes os lagartos foram coletados nos meses de janeiro e fevereiro e a frequência de fêmeas reprodutivas ficou abaixo de 40,0% (Figura 1).

Tamanho corpóreo de fêmeas e de machos adultos de *Tropidurus torquatus*

O CRC médio das fêmeas adultas de *T. torquatus* variou entre $57,0 \pm 3,4$ mm (n = 9) em Grussaí e $68,5 \pm 6,0$ mm (n = 9) em Grumari (Tabela 2). A menor fêmea adulta foi coletada na restinga de Prado (CRC = 51,4mm) e a maior em Jurubatiba (CRC = 79,6mm). A maior amplitude de variação no tamanho corpóreo ocorreu na população de Setiba, onde a menor fêmea tinha CRC = 51,7mm e a maior CRC = 79,5mm (Tabela 2).

O CRC das fêmeas adultas diferiu de modo significativo entre as 10 populações estudadas (Anova, $F_{9,243} = 10,930$, $p < 0,001$). As populações com os menores valores médios de CRC diferiram significativamente daquelas cujas fêmeas tiveram os maiores valores (Tabela 3).

Os valores médios de CRC dos machos de *T. torquatus* considerados adultos oscilaram entre $67,8 \pm 9,5\text{mm}$ ($n = 29$) em Trancoso e $82,5 \pm 13,5\text{mm}$ ($n = 13$) em Guriri, onde também foi registrado o maior indivíduo (CRC = 99,7mm) (Tabela 4). O menor tamanho corpóreo dos machos considerados adultos (CRC = 53,2mm) foi registrado para dois indivíduos em duas populações (Praia das Neves e Prado). A maior amplitude de variação no CRC ocorreu na restinga de Guriri, onde o menor e o maior macho adulto coletados tinham, respectivamente, CRC = 54,2mm e 99,7mm (Tabela 4).

Tamanho da ninhada de *Tropidurus torquatus*

O tamanho médio das ninhadas variou entre $2,0 \pm 0,3$ ($n = 36$) na população de Prado e $3,3 \pm 0,6$ ($n = 3$) em Grumari (Tabela 1). Em seis das oito populações com fêmeas reprodutivas, o tamanho médio esteve entre 2,0 e 2,4 e em cinco delas cada fêmea produziu no mínimo 1 e no máximo 3 ovos. Nas demais, esses valores oscilaram entre 2 e 4 e 3 e 4 (Tabela 1), embora ninhadas com 4 folículos ou ovos tenham ocorrido apenas em cinco fêmeas de duas populações. À exceção das populações de Guriri e de Grumari, onde predominaram ninhadas com 3 ovos, nas demais a frequência de ninhadas com 2 ovos oscilou entre 61,5% em Setiba e 91,7% em Prado. Considerando todas as populações conjuntamente, a frequência de fêmeas de *T. torquatus* que produziram ninhadas compostas por 2 ovos foi de 67,8%.

Foi constatada correlação positiva e significativa entre o tamanho da ninhada e o CRC das fêmeas apenas para a população de Setiba (Correlação de Spearman, $r_s = 0,641$, $p < 0,001$, $n = 52$) (Tabela 5). Porém, quando foram analisados os dados agrupados das populações essa relação

foi positiva e significativa (Análise de Regressão, $r^2 = 0,226$, $p < 0,001$, $n = 175$) (Figura 2).

O tamanho médio da ninhada de cada população de *T. torquatus* esteve positiva e significativamente relacionado (Análise de Regressão, $r^2 = 0,773$, $p < 0,01$, $n = 08$) com o CRC médio das fêmeas dessas populações ao longo de sua distribuição na costa (Figura 3).

O tamanho da ninhada diferiu significativamente (Kruskal-Wallis, $H_6 = 30,270$, $p < 0,001$) entre as populações estudadas (Grumari foi excluída pelo pequeno tamanho amostral - $n = 3$). A população de Guriri, que teve o segundo maior tamanho médio de ninhada (Tabela 1), diferiu de modo significativo das demais (Post hoc KW, Grussaí, Setiba e Jurubatiba: $p < 0,01$; Praia das Neves: $p < 0,05$; Trancoso e Prado: $p < 0,001$). A população de Prado, cujo tamanho médio da ninhada foi o menor, diferiu significativamente das populações de Praia das Neves e Setiba (Post hoc KW, $p < 0,05$), cujos tamanhos médios foram os maiores, depois de Guriri (Tabela 1). Após retirado o efeito do CRC sobre o tamanho da ninhada permaneceram as diferenças detectadas (Kruskal-Wallis, $H_6 = 16,152$, $p < 0,05$), mas apenas entre Guriri e as populações de Setiba, Trancoso, Jurubatiba (Post hoc KW, $p < 0,01$) e Prado (Post hoc KW, $p < 0,05$). Porém, o tamanho das ninhadas da população de Praia das Neves passou a diferir de modo significativo do tamanho das ninhadas de Setiba, Trancoso e Jurubatiba (Post hoc KW, $p < 0,05$).

Ocorrência de ninhadas múltiplas em *Tropidurus torquatus*

As fêmeas de *T. torquatus* produziram mais de uma ninhada em seis das oito populações estudadas. Nas restingas de Prado e de Jurubatiba foram registradas as menores freqüências de ocorrência de 2ª ninhada (9,1%), enquanto as maiores ocorreram em Praia das Neves e em Setiba (36,8% e 32,7%, respectivamente) (Tabela 1).

Tamanho dos ovos de *Tropidurus torquatus*

O volume médio dos ovos encontrados nos ovidutos das fêmeas de *T. torquatus* variou entre $469,5\text{mm}^3 \pm 53,7$ ($n = 04$) em Grussaí e os valores de $873,2\text{mm}^3 \pm 3,0$ ($n = 02$) em Grumari e $655,5 \pm 26,9$ ($n = 21$) em Setiba (Tabela 6). O menor ovo foi encontrado em uma fêmea de Prado ($\text{VOvo} = 330,7\text{mm}^3$) e o maior em uma fêmea de Jurubatiba ($\text{VOvo} = 889,3\text{mm}^3$).

Houve relação significativa entre o volume dos ovos e o CRC da fêmea apenas para a restinga de Prado (Análise de Regressão, $r^2 = 0,559$, $p < 0,05$, $n = 10$) (Tabela 5). Entretanto, quando esta análise foi feita com os dados agrupados de todas as populações estudadas a relação foi positiva e significativa (Análise de Regressão, $r^2 = 0,270$, $p < 0,001$, $n = 76$) (Figura 4).

O volume médio do ovo de cada população de *T. torquatus* esteve positiva e significativamente relacionado (Análise de Regressão, $r^2 = 0,603$, $p < 0,05$, $n = 08$) com o CRC médio das fêmeas adultas das respectivas populações ao longo de sua distribuição na costa (Figura 5).

As populações de *T. torquatus* diferiram significativamente quanto ao volume dos ovos produzidos (Anova, $F_{5,68} = 3,738$, $p < 0,01$) (Guriri e Grumari foram excluídas pelo pequeno tamanho de suas amostras - $n = 02$). A diferença encontrada ocorreu entre Setiba, que teve o maior volume médio de ovo, e Prado (Teste de Tukey, $p < 0,05$), onde foi registrado um dos menores volumes médios (Tabela 6). Entretanto, essa diferença desapareceu (Ancova, $F_{5,65} = 1,412$, $p = 0,232$) quando foi retirado o efeito do CRC da fêmea sobre o volume dos ovos.

Massa relativa da ninhada de *Tropidurus torquatus*

A menor média de massa relativa da ninhada foi registrada para a população de Trancoso ($\text{MRNnc} = 0,110 \pm 0,016$ e $\text{MRNc} = 0,124 \pm 0,020$; $n = 05$) e as maiores médias para as populações de Grumari ($\text{MRNnc} = 0,172 \pm 0,012$ e $\text{MRNc} = 0,207 \pm 0,017$; $n = 02$) e Praia das Neves ($\text{MRNnc} = 0,160 \pm 0,032$ e $\text{MRNc} = 0,192 \pm 0,045$; $n = 24$) (Tabela 6). O menor valor de

MRN foi obtido para uma fêmea da população de Prado (MRNnc = 0,066 e MRNc = 0,070) e o maior para uma fêmea de Praia das Neves (MRNnc = 0,225 e MRNc = 0,291). Os valores médios de massa relativa da ninhada (MRNnc e MRNc) para todas as populações litorâneas de *T. torquatus* estudadas e consideradas conjuntamente foram de $0,141 \pm 0,033$ e $0,166 \pm 0,045$, respectivamente.

Não foi encontrada relação significativa entre ambos os índices de MRN e o CRC das fêmeas em nenhuma das populações estudadas (excluídas as de Guriri e Grumari) (Tabela 7), nem mesmo quando os dados foram agrupados (Análise de Regressão, MRNnc: $r^2 = 0,0$, $p = 0,977$; MRNc: $r^2 = 0,0$, $p = 0,960$; $n = 70$).

Ambos os índices de MRN utilizados neste estudo diferiram significativamente entre as populações de *T. torquatus* (Anova, MRNnc: $F_{5,66} = 3,946$, $p < 0,01$; MRNc: $F_{5,66} = 3,955$, $p < 0,01$) (excluídas Guriri e Grumari). As diferenças ocorreram entre a população de Praia das Neves, que teve as maiores médias de MRNnc e MRNc, e as populações de Trancoso e Prado (Teste de Tukey, MRNnc e MRNc: $p < 0,05$), cujas médias foram as menores (Tabela 6).

Dimorfismo sexual em *Tropidurus torquatus*

As medidas de tamanho de corpo (CRC), de cabeça (CC e LM) e de boca (RCL) (Tabelas 2 e 4) foram significativamente maiores nos machos do que nas fêmeas de *T. torquatus* em todas as populações estudadas (Tabela 8). Quando retirado o efeito do CRC sobre essas medidas, as diferenças permaneceram para pelo menos uma delas em todas as populações, exceto Maricá (Tabela 9). Dentre as medidas de cabeça, o dimorfismo sexual ocorreu com maior frequência no comprimento da cabeça (CC), que diferiu entre machos e fêmeas pertencentes a oito das nove localidades estudadas. O menor Índice de Dimorfismo Sexual foi obtido para a população de Trancoso (- 0,14) e o maior para a de Praia das Neves (- 0,28) (Tabela 10).

Tabela 1: Tamanho da ninhada (TN), frequência de ocorrência (%) de ninhadas múltiplas e tamanho mínimo na maturidade (TMM, em mm) para fêmeas e machos de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, com os valores de TN representados pela média \pm 1 desvio-padrão. Os valores abaixo da média indicam a amplitude e o tamanho da amostra está entre parênteses. Os valores de TMM para a espécie estão em negrito.

População	TN	Ninhadas	TMM	TMM
		Múltiplas (%)	Fêmeas (mm)	Machos (mm)
Grussaí	2,1 \pm 0,6	22,2	51,5	62,0
	1 – 3 (09)	(09)		
Praia das Neves	2,4 \pm 0,6	36,8	51,8	62,5
	2 – 4 (38)	(38)		
Setiba	2,3 \pm 0,5	32,7	53,0	65,0
	1 – 3 (52)	(52)		
Guriri	3,1 \pm 0,7	0	– *	– *
	2 – 4 (10)			
Trancoso	2,1 \pm 0,4	0	53,5	62,2
	1 – 3 (18)			
Prado	2,0 \pm 0,3	9,1	51,4	53,2
	1 – 3 (36)	(33)		
Grumari	3,3 \pm 0,6	33,3	– *	– *
	3 – 4 (03)	(03)		
Jurubatiba	2,1 \pm 0,5	9,1	57,2	62,2
	1 – 3 (11)	(11)		
Maricá	–	–	– *	– *
Massambaba	–	–	–	– *

* desconsiderados por caracterizarem tamanhos corpóreos de fêmeas e machos adultos senescentes

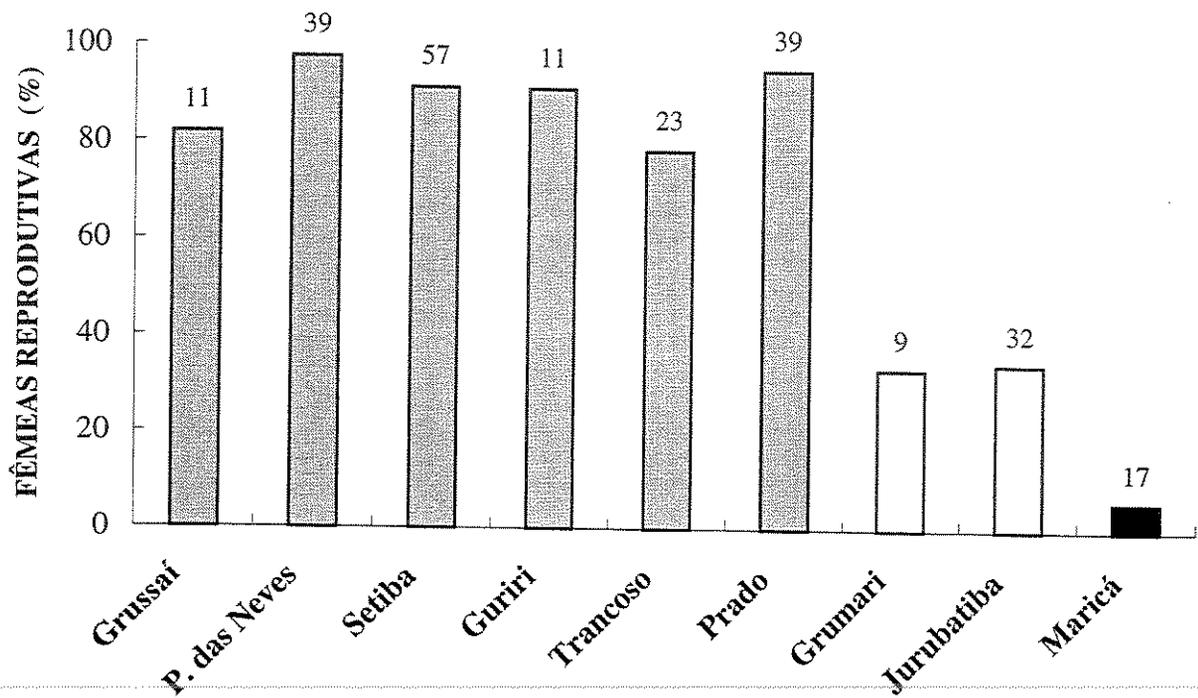


Figura 1: Frequência (em %) de fêmeas reprodutivas de *Tropidurus torquatus* (tamanho das amostras acima das barras) em nove populações de restinga ao longo da costa sudeste e sul-nordeste brasileira, amostradas nos meses de novembro a dezembro (cinza), janeiro (branco) e fevereiro (preto).

Tabela 2: Comprimento do corpo (CRC), da cabeça (CC), da boca (RCL) e largura da cabeça (LM) das fêmeas adultas de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira. Os valores estão expressos em mm e representados pela média \pm 1 desvio-padrão. Abaixo da média está indicada a amplitude e, entre parênteses, o tamanho da amostra.

População	CRC (mm)	CC (mm)	RCL (mm)	LM (mm)
Grussaí	57,0 \pm 3,4 51,5 – 61,0 (11)	15,5 \pm 0,8 14,2 – 17,0 (10)	11,5 \pm 0,8 10,0 – 12,8 (09)	10,1 \pm 1,0 8,4 – 11,9 (09)
P. das Neves	61,6 \pm 4,7 51,8 – 71,0 (37)	16,6 \pm 1,3 14,3 – 19,0 (37)	12,9 \pm 1,3 10,5 – 15,0 (37)	11,8 \pm 1,1 9,7 – 13,9 (36)
Setiba	63,2 \pm 5,5 51,7 – 79,5 (57)	17,2 \pm 1,3 14,2 – 19,6 (56)	12,9 \pm 1,3 10,6 – 15,7 (55)	11,8 \pm 1,1 9,1 – 14,9 (55)
Guriri	67,2 \pm 3,4 61,7 – 73,8 (11)	17,7 \pm 1,0 16,2 – 19,2 (11)	13,6 \pm 0,8 12,5 – 15,2 (11)	12,3 \pm 0,7 11,3 – 13,6 (10)
Trancoso	59,5 \pm 4,4 51,7 – 69,3 (23)	16,5 \pm 1,2 14,1 – 18,2 (23)	12,8 \pm 1,1 10,5 – 14,6 (23)	11,2 \pm 1,0 9,0 – 13,0 (22)
Prado	58,2 \pm 3,2 51,4 – 65,8 (39)	15,8 \pm 0,9 14,2 – 17,9 (39)	12,3 \pm 0,9 10,1 – 14,1 (39)	10,8 \pm 1,0 8,2 – 12,7 (39)
Grumari	68,5 \pm 6,0 57,1 – 77,4 (09)	18,2 \pm 1,3 15,9 – 19,8 (09)	14,4 \pm 1,3 12,6 – 16,0 (09)	12,8 \pm 1,4 10,5 – 15,0 (09)
Jurubatiba	64,1 \pm 4,7 57,2 – 79,6 (32)	16,5 \pm 1,0 14,5 – 18,5 (30)	12,9 \pm 1,0 10,3 – 14,7 (30)	11,6 \pm 0,9 10,0 – 13,7 (29)
Maricá	64,2 \pm 5,0 51,8 – 74,6 (17)	17,4 \pm 1,3 14,0 – 19,2 (17)	13,4 \pm 1,1 10,8 – 16,1 (17)	12,6 \pm 1,0 11,5 – 14,6 (15)
Massambaba	64,8 \pm 4,2 53,8 – 69,6 (17)	17,4 \pm 0,9 15,5 – 18,8 (17)	13,6 \pm 1,3 10,9 – 15,8 (17)	12,8 \pm 1,6 9,8 – 15,7 (16)

Tabela 4: Comprimento do corpo (CRC), da cabeça (CC), da boca (RCL) e largura da cabeça (LM) dos machos adultos de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira. Os valores estão expressos em mm e representados pela média \pm 1 desvio-padrão. Abaixo da média está indicada a amplitude e, entre parênteses, o tamanho da amostra.

População	CRC (mm)	CC (mm)	RCL (mm)	LM (mm)
Grussaí	69,3 \pm 9,4 57,0 – 89,3 (15)	19,8 \pm 2,6 15,9 – 25,5 (15)	14,4 \pm 1,8 11,5 – 18,8 (15)	13,5 \pm 2,0 10,4 – 18,0 (15)
P. das Neves	79,0 \pm 12,4 53,2 – 93,6 (31)	22,3 \pm 3,4 15,7 – 26,7 (31)	17,0 \pm 2,8 12,0 – 21,0 (31)	15,5 \pm 2,7 10,4 – 20,0 (31)
Setiba	78,5 \pm 11,2 54,5 – 98,4 (25)	22,5 \pm 3,2 15,6 – 27,5 (25)	16,9 \pm 2,8 11,8 – 21,2 (25)	15,6 \pm 2,9 10,0 – 20,4 (25)
Guriri	82,5 \pm 13,5 54,2 – 99,7 (13)	23,3 \pm 3,8 15,3 – 28,2 (13)	16,4 \pm 3,0 11,9 – 21,3 (13)	16,4 \pm 2,9 10,8 – 20,1 (13)
Trancoso	67,8 \pm 9,5 54,6 – 84,3 (29)	19,3 \pm 3,2 14,0 – 25,2 (29)	15,0 \pm 2,5 12,0 – 19,5 (29)	13,7 \pm 2,5 10,3 – 19,3 (25)
Prado	70,4 \pm 8,7 53,2 – 89,9 (42)	19,5 \pm 2,7 11,8 – 23,0 (40)	15,3 \pm 2,0 11,6 – 18,3 (40)	13,8 \pm 1,8 10,4 – 16,5 (39)
Grumari	81,8 \pm 7,9 69,3 – 92,7 (10)	22,6 \pm 2,1 20,2 – 25,6 (10)	17,3 \pm 2,2 14,4 – 20,4 (10)	16,0 \pm 1,9 12,9 – 18,5 (10)
Jurubatiba	75,4 \pm 10,0 61,2 – 93,9 (17)	20,7 \pm 2,3 17,2 – 25,0 (16)	16,0 \pm 2,1 11,9 – 19,2 (17)	14,6 \pm 2,3 10,9 – 18,3 (17)
Maricá	80,4 \pm 7,7 64,3 – 90,3 (11)	21,9 \pm 2,3 17,5 – 24,8 (11)	16,6 \pm 2,0 13,4 – 19,9 (11)	15,3 \pm 2,3 10,7 – 17,7 (11)
Massambaba	81,6 \pm 10,1 57,6 – 92,2 (19)	22,8 \pm 2,6 17,0 – 27,0 (19)	17,3 \pm 3,0 11,9 – 21,3 (19)	16,4 \pm 2,4 11,1 – 19,5 (19)

Tabela 5: Sumário dos valores da estatística da relação entre o tamanho da ninhada (TN) e o comprimento rostro-cloacal (CRC) e da relação entre o volume do ovo (VOvo) e o comprimento rostro-cloacal (CRC) para as fêmeas de *Tropidurus torquatus* em oito áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtidas por Correlação de Spearman ou Análise de Regressão simples, onde são mostrados o tamanho da amostra entre parênteses e os valores de r^2 (Análise de Regressão simples), r_s (Correlação de Spearman) e da probabilidade (p). Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

População	Relação TN X CRC		Relação VOvo X CRC	
Grussaí	$r_s = 0,27$ (09)	$p = 0,482$	$r_s = 0,0$ (04)	$p = 1,0$
Praia das Neves	$r_s = 0,31$ (36)	$p = 0,066$	$r^2 = 0,113$ (24)	$p = 0,108$
Setiba	$r_s = 0,54$ (52)	$p < 0,001$	$r_s = 0,30$ (21)	$p = 0,191$
Guriri	$r^2 = 0,177$ (10)	$p = 0,226$	–	
Trancoso	$r_s = - 0,01$ (18)	$p = 0,965$	$r^2 = 0,526$ (05)	$p = 0,166$
Prado	$r_s = 0,05$ (36)	$p = 0,774$	$r^2 = 0,559$ (10)	$p < 0,05$
Grumari	$r_s = - 0,87$ (03)	$p = 0,333$	–	
Jurubatiba	$r_s = 0,06$ (11)	$p = 0,852$	$r_s = 0,50$ (08)	$p = 0,207$

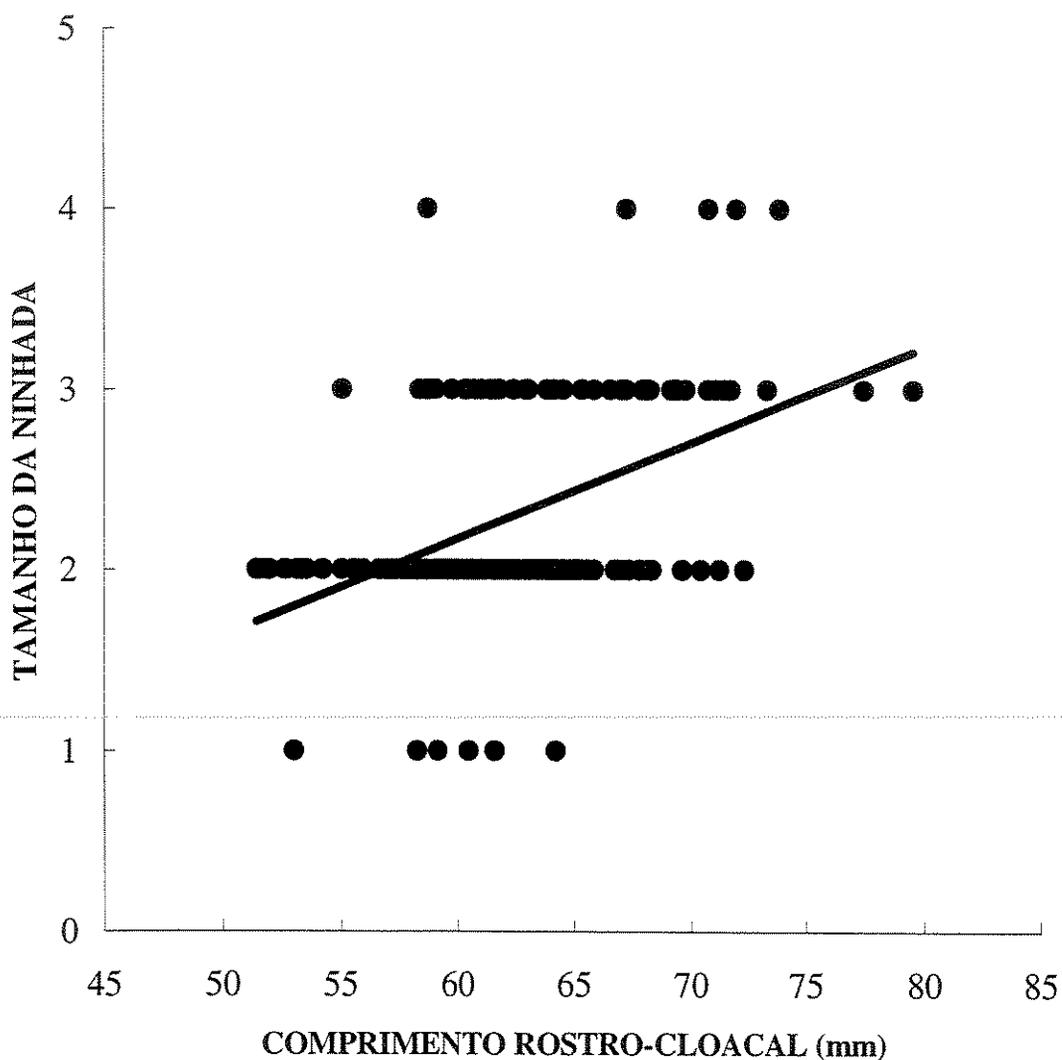


Figura 2: Relação entre o tamanho da ninhada e o comprimento rostro-cloacal (em mm) ($r = 0,475$, $p < 0,001$, $n = 175$; $TN = - 1,0 + 0,05 * CRC$) para todas as fêmeas de *Tropidurus torquatus* conjuntamente em oito áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a um indivíduo.

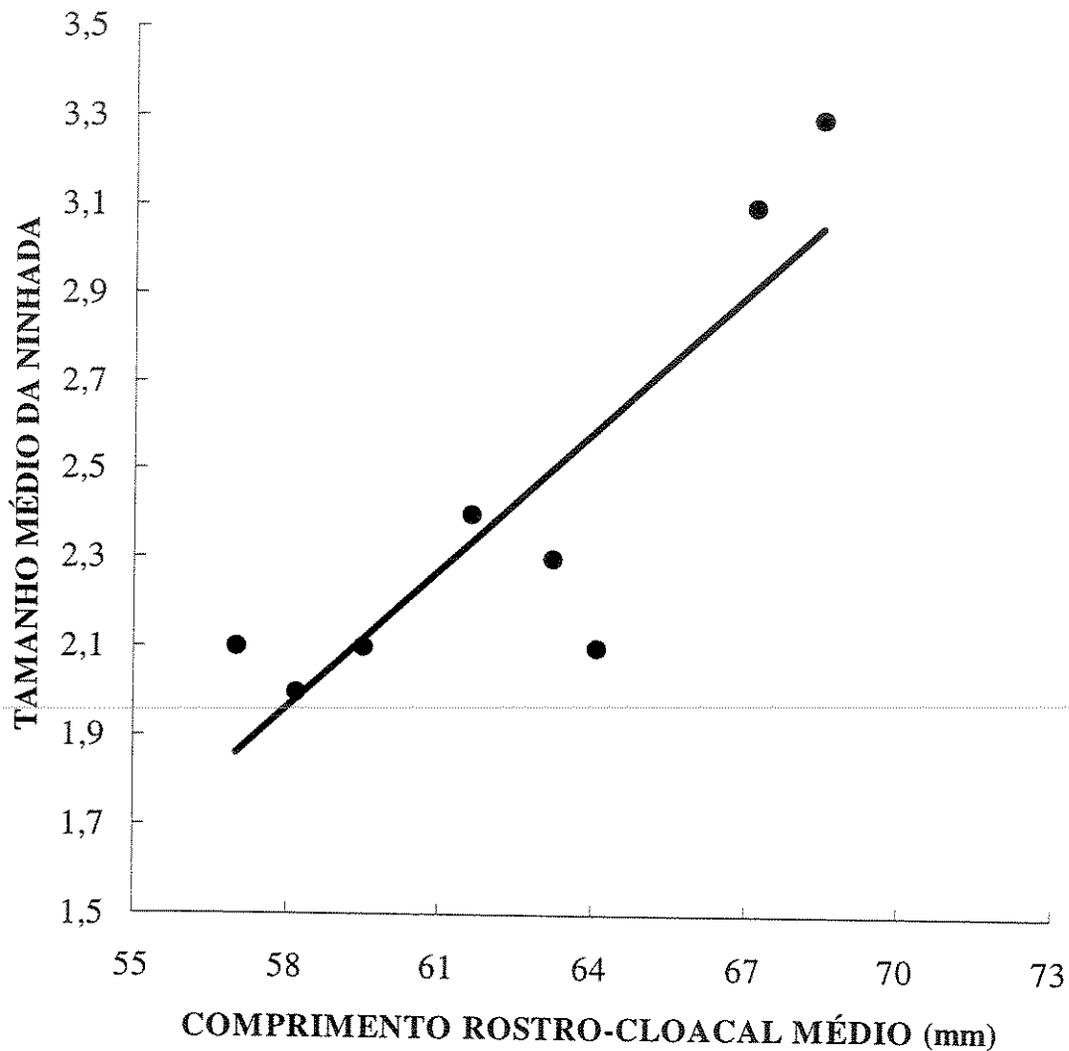


Figura 3: Relação entre o tamanho médio da ninhada e o comprimento rostro-cloacal médio (em mm) ($r = 0,863$, $p < 0,01$, $n = 08$; $TN = - 4,1 + 0,1 * CRC$) para as fêmeas de *Tropicurus torquatus* em oito áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a uma população.

Tabela 6: Volume médio do ovo (VOvo, em mm³) e valores médios da massa relativa da ninhada (MRNnc e MRNc) para as fêmeas de *Tropidurus torquatus* em oito áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, com os valores representados pela média \pm 1 desvio-padrão (MRNnc e MRNc) e média \pm 1 erro-padrão (VOvo). Os valores abaixo da média indicam a amplitude e, entre parênteses, está indicado o tamanho da amostra.

População	VOvo (mm³)	MRNnc	MRNc
Grussaí	469,5 \pm 53,7	0,139 \pm 0,022	0,162 \pm 0,029
(04)	354,968 – 561,319	0,118 – 0,159	0,134 – 0,190
Praia das Neves	611,2 \pm 25,3	0,160 \pm 0,032	0,192 \pm 0,045
	398,601 – 864,817	0,092 – 0,225	0,102 – 0,291
	(26)	(24)	(24)
Setiba	655,5 \pm 26,9	0,139 \pm 0,023	0,162 \pm 0,032
(21)	457,685 – 881,448	0,086 – 0,188	0,094 – 0,231
Guriri	550,7 \pm 46,6	0,112 \pm 0,042	0,127 \pm 0,054
(02)	504,141 – 597,330	0,082 – 0,141	0,089 – 0,165
Trancoso	476,4 \pm 38,7	0,110 \pm 0,016	0,124 \pm 0,020
(05)	392,393 – 606,285	0,094 – 0,135	0,104 – 0,157
Prado	500,9 \pm 38,5	0,125 \pm 0,039	0,145 \pm 0,051
(10)	330,727 – 683,474	0,066 – 0,189	0,070 – 0,233
Grumari	873,2 \pm 3,0	0,172 \pm 0,012	0,207 \pm 0,017
(02)	870,178 – 876,234	0,163 – 0,180	0,195 – 0,219
Jurubatiba	614,3 \pm 60,2	0,130 \pm 0,034	0,151 \pm 0,044
(08)	439,839 – 889,337	0,073 – 0,165	0,079 – 0,198

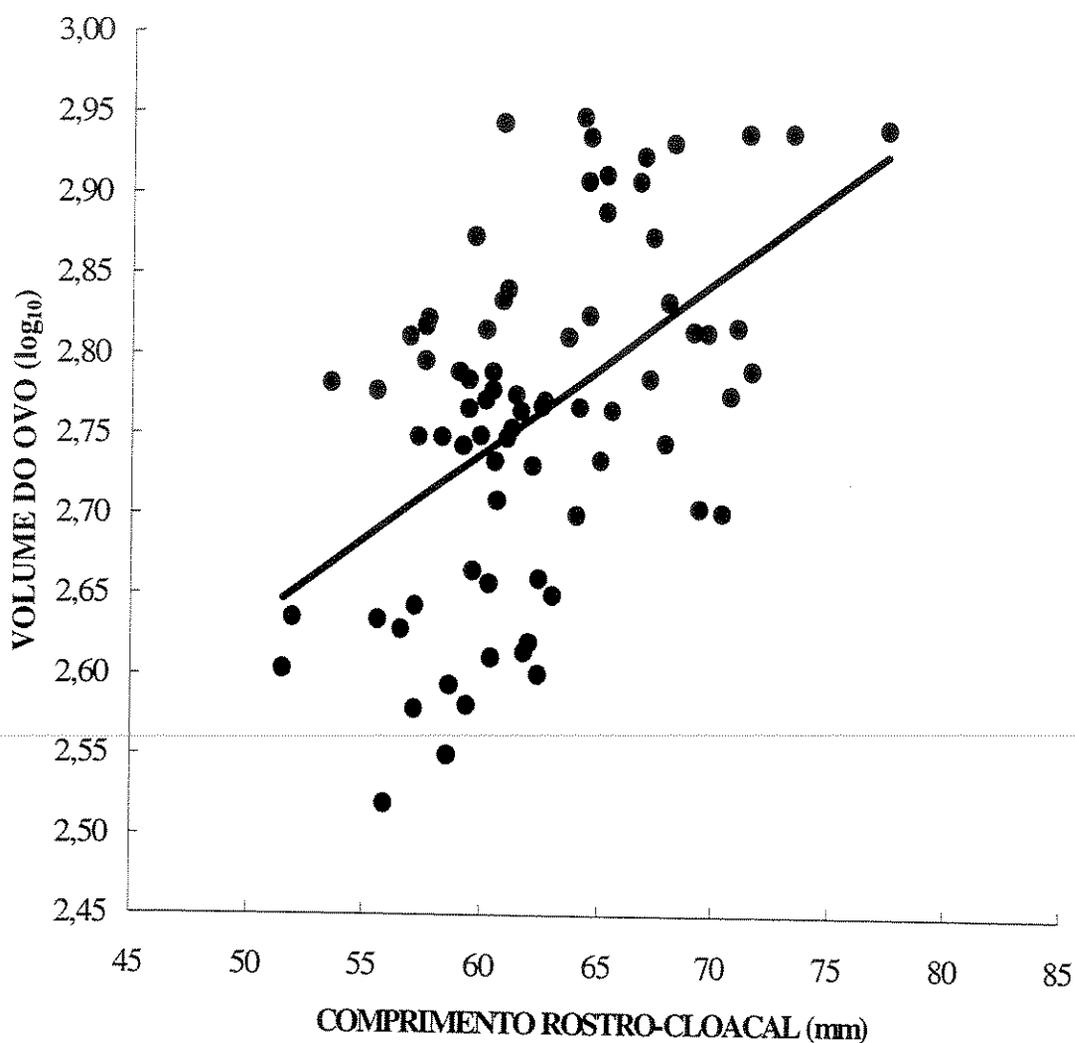


Figura 4: Relação entre o volume do ovo (valores transformados em \log_{10}) e o comprimento rostro-cloacal (em mm) ($r = 0,513$, $p < 0,001$, $n = 76$; $VOvo (\log_{10}) = 2,09 + 0,01 * CRC$) para todas as fêmeas de *Tropicurus torquatus* conjuntamente em oito áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a um indivíduo.

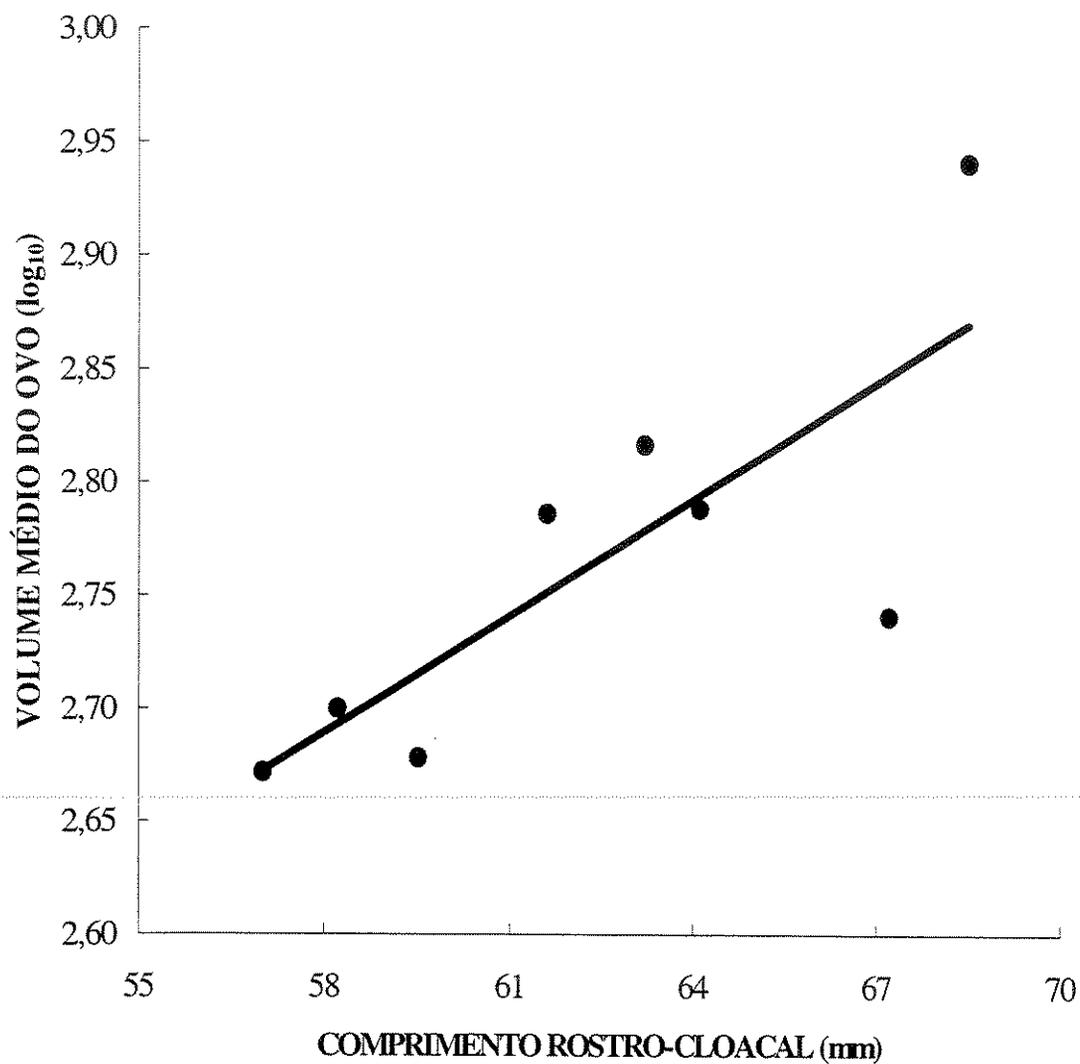


Figura 5: Relação entre o volume médio do ovo (valores transformados em \log_{10}) e o comprimento rostro-cloacal médio (em mm) ($r = 0,795$, $p < 0,05$, $n = 08$; $VOvo = 1,7 + 0,02 * CRC$) para as fêmeas de *Tropidurus torquatus* em oito áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a uma população.

Tabela 7: Sumário dos valores da estatística da relação entre as duas medidas de massa relativa da ninhada (MRNnc e MRNc) e o comprimento rostro-cloacal (CRC) para as fêmeas de *Tropidurus torquatus* em oito áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtidas por Correlação de Spearman ou Análise de Regressão simples, onde são mostrados o tamanho da amostra entre parênteses e os valores de r^2 (Análise de Regressão simples), r_s (Correlação de Spearman) e da probabilidade (p).

População	Relação MRNnc X CRC		Relação MRNc X CRC	
Grussaí	$r_s = -0,800$ (04)	$p = 0,2$	$r_s = -0,800$ (04)	$p = 0,2$
Praia das Neves	$r^2 = 0,028$ (22)	$p = 0,453$	$r^2 = 0,032$ (22)	$p = 0,423$
Setiba	$r^2 = 0,022$ (21)	$p = 0,521$	$r^2 = 0,024$ (21)	$p = 0,504$
Guriri	–		–	
Trancoso	$r^2 = 0,124$ (05)	$p = 0,561$	$r^2 = 0,125$ (05)	$p = 0,559$
Prado	$r^2 = 0,037$ (10)	$p = 0,593$	$r^2 = 0,050$ (10)	$p = 0,536$
Grumari	–		–	
Jurubatiba	$r^2 = 0,0004$ (08)	$p = 0,963$	$r^2 = 0,0003$ (08)	$p = 0,970$

Tabela 8: Sumário dos valores da estatística das diferenças entre as medidas corpóreas (CRC - comprimento rostro-cloacal, CC - comprimento da cabeça, RCL - comprimento da boca e LM - largura da cabeça) de machos e fêmeas de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtidas através do Teste U de Mann-Whitney ou Análise de Variância para um fator (Anova) e onde são mostrados os valores de U (Mann-Whitney) e F (Anova). Os valores de “p” foram significativos ($p < 0,01$) em todas as relações (machos sempre maiores do que fêmeas).

População	CRC	CC	RCL	LM
Grussaí	U = 15,0	$F_{1,23} = 25,239$	$F_{1,22} = 20,677$	$F_{1,22} = 20,873$
P. das Neves	U = 161,0	U = 103,0	U = 144,5	$F_{1,65} = 58,169$
Setiba	$F_{1,80} = 68,678$	$F_{1,79} = 113,737$	$F_{1,78} = 74,841$	$F_{1,78} = 72,994$
Guriri	$F_{1,22} = 13,163$	$F_{1,22} = 22,856$	$F_{1,22} = 9,038$	$F_{1,21} = 18,534$
Trancoso	$F_{1,50} = 15,210$	$F_{1,50} = 15,772$	U = 168,5	$F_{1,45} = 19,229$
Prado	U = 192,0	U = 175,0	$F_{1,77} = 69,649$	U = 123,0
Grumari	$F_{1,17} = 16,720$	$F_{1,17} = 28,081$	$F_{1,17} = 12,384$	$F_{1,17} = 15,719$
Jurubatiba	$F_{1,47} = 29,299$	$F_{1,44} = 70,916$	$F_{1,45} = 46,346$	$F_{1,44} = 38,050$
Maricá	$F_{1,26} = 45,885$	$F_{1,26} = 47,955$	$F_{1,26} = 29,951$	U = 28,0
Massambaba	U = 32,0	U = 22,5	$F_{1,34} = 21,514$	$F_{1,33} = 26,100$

Tabela 9: Sumário dos valores da estatística das diferenças entre as medidas de comprimento e largura da cabeça (CC e LM, respectivamente) e de comprimento da boca (RCL) de machos e fêmeas de *Tropidurus torquatus*, sem o efeito do tamanho do corpo (CRC), em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtidas através do Teste U de Mann-Whitney ou Análise de Covariância (Ancova) e onde são mostrados os valores de U (Mann-Whitney), F (Ancova) e p (probabilidade). Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

População	CC	RCL	LM
Grussaí	U = 38,0 p < 0,05	U = 30,0 p < 0,05	U = 40,0 p = 0,101
Praia das Neves	U = 295,0 p < 0,001	U = 476,0 p = 0,230	U = 431,0 p = 0,110
Setiba	F _{1,78} = 47,536 p < 0,001	F _{1,77} = 5,969 p < 0,05	F _{1,77} = 5,510 p < 0,05
Guriri	F _{1,21} = 27,033 p < 0,001	F _{1,21} = 0,160 p = 0,693	F _{1,20} = 6,721 p < 0,05
Trancoso	F _{1,49} = 0,628 p = 0,432	U = 219,0 p < 0,05	F _{1,44} = 2,749 p = 0,105
Prado	U = 303,0 p < 0,001	U = 630,0 p = 0,141	U = 494,0 p < 0,01
Grumari	F _{1,16} = 5,589 p < 0,05	F _{1,16} = 0,056 p = 0,816	F _{1,16} = 0,506 p = 0,487
Jurubatiba	F _{1,43} = 26,298 p < 0,001	F _{1,44} = 11,917 p < 0,01	F _{1,43} = 8,161 p < 0,01
Maricá	F _{1,25} = 0,852 p = 0,365	F _{1,25} = 0,020 p = 0,888	U = 76,0 p = 0,736
Massambaba	U = 96,0 p < 0,05	U = 160,0 p = 0,962	U = 149,0 p = 0,921

Tabela 10: Comprimento rostro-cloacal médio de machos e fêmeas (CRC, em mm) e valores do Índice de Dimorfismo Sexual (IDS) de tamanho corpóreo obtidos para as 10 populações de *Tropidurus torquatus* de restinga ao longo da costa sudeste e sul-nordeste brasileira, onde o tamanho da amostra está entre parênteses e os valores de CRC estão representados pela média \pm 1 desvio-padrão. Valores negativos de IDS indicam que os machos são maiores do que as fêmeas.

População	CRC Machos	CRC Fêmeas	IDS
Grussaí	69,3 \pm 9,4 (15)	57,0 \pm 3,4 (11)	- 0,22
Praia das Neves	79,0 \pm 12,4 (31)	61,6 \pm 4,7 (37)	- 0,28
Setiba	78,5 \pm 11,2 (25)	63,2 \pm 5,5 (57)	- 0,24
Guriri	82,5 \pm 13,5 (13)	67,2 \pm 3,4 (11)	- 0,23
Trancoso	67,8 \pm 9,5 (29)	59,5 \pm 4,4 (23)	- 0,14
Prado	70,4 \pm 8,7 (42)	58,2 \pm 3,2 (39)	- 0,21
Grumari	81,8 \pm 7,9 (10)	68,5 \pm 6,0 (09)	- 0,19
Jurubatiba	75,4 \pm 10,0 (17)	64,1 \pm 4,7 (32)	- 0,18
Maricá	80,4 \pm 7,7 (11)	64,2 \pm 5,0 (17)	- 0,25
Massambaba	81,6 \pm 10,1 (19)	64,8 \pm 4,2 (17)	- 0,26

DISCUSSÃO

Variação geográfica interpopulacional nos aspectos reprodutivos de *Tropidurus torquatus*

A ocorrência de variação geográfica em alguns aspectos reprodutivos da história de vida de *Tropidurus torquatus* foi demonstrada pelo presente estudo através da comprovação da existência de variações nos tamanhos da ninhada e dos ovos ao longo de suas populações de restinga na costa brasileira. Esses resultados corroboram o fato de que espécies com distribuição geográfica relativamente ampla, como é o caso de *T. torquatus*, tendem a apresentar variações interpopulacionais em alguns aspectos da sua história de vida (Niewiarowski, 1994), seja em decorrência de fatores filogenéticos, de respostas adaptativas aos fatores ambientais locais, ou da ação conjunta de ambos (Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988; Vitt, 1992; Niewiarowski, 1994).

O tamanho do corpo é um dos fatores que exerce forte influência, direta ou indireta, sobre vários aspectos reprodutivos das espécies de lagartos (Dunham *et al.*, 1988; Vitt, 1992) e, neste estudo, ajudou a explicar parte da variação geográfica encontrada nos tamanhos da ninhada e dos ovos para as populações de restinga de *T. torquatus*.

Tamanho mínimo na maturidade

O tamanho corpóreo com que as fêmeas de *Tropidurus torquatus* atingem a maturidade nas diversas populações de restinga foi muito semelhante, entre 51,0 e 53,5mm, o que indica haver uma tendência à conservatividade filogenética nesse caráter para as populações costeiras desta espécie. Por outro lado, o tamanho corpóreo médio dessas fêmeas teve uma variação relativamente ampla (57,0 a 64,1mm) e diferiu de modo significativo entre as populações, o que explica a inexistência de relação significativa entre o tamanho mínimo na maturidade e o tamanho corpóreo médio das fêmeas ao longo das restingas. Portanto, embora as fêmeas de *T.*

torquatus se tornem sexualmente maduras com tamanhos corpóreos semelhantes, o tamanho máximo que elas podem atingir varia dentre as restingas, provavelmente em função de diferenças nas taxas de crescimento individuais em cada população e pela influência dos parâmetros ambientais locais.

Em várias espécies de lagartos, incluindo tropidurídeos (Rocha, 1995; Van Sluys, 1998; Pinto, 1999), as fêmeas diminuem a taxa de crescimento após atingir a maturidade sexual, pois passam a alocar a maior parte da energia disponível para a reprodução em detrimento do crescimento (Andrews, 1982). É provável, então, que o mesmo esteja ocorrendo com as fêmeas de *T. torquatus* deste estudo, mas que essa diminuição na taxa de crescimento se dê em diferentes intensidades para cada população, o que é explicado pelas variações no tamanho corpóreo das fêmeas. Essas diferenças interpopulacionais nas taxas de crescimento podem decorrer de variações geográficas nas condições ambientais locais, que são um dos principais fatores a afetar a taxa de crescimento das espécies (ver revisão em Andrews, 1982).

Tamanho da ninhada

Ninhadas constituídas por dois folículos vitelogênicos e/ou ovos predominaram em seis das oito populações. As duas exceções foram as populações de Guriri e Grumari, cujas ninhadas tiveram, em média, três folículos e/ou ovos e diferiram significativamente das demais. Fêmeas com três ovos no oviduto ocorreram em cinco restingas, em pequenas proporções. Em duas delas, houve apenas uma fêmea com três ovos, em outras duas essa porcentagem esteve em torno de 30% e na restante a amostra tinha somente duas fêmeas. Portanto, é possível afirmar que o tamanho da ninhada de quase todas as populações de *T. torquatus* de restinga seja pouco variável e freqüentemente de dois ovos, de modo semelhante ao registrado para alguns tropidurídeos de áreas abertas (Vitt & Goldberg, 1983; Rocha, 1992; Galdino *et al.*, no prelo). Além disso, em

várias fêmeas que tinham os três ovos, um deles era sempre menor, sugerindo que dois ovos constituam o tamanho mais adequado de ninhada para a maioria das fêmeas das populações de *T. torquatus* de restinga. A produção de ninhadas com tamanhos pequenos é uma das características das espécies maturadoras-precoces (Tinkle *et al.*, 1970; Dunham *et al.*, 1988), que é a estratégia reprodutiva utilizada pelas populações de *T. torquatus* deste estudo.

O efeito do tamanho corpóreo da fêmea sobre o tamanho da ninhada foi constatado no presente estudo, embora de forma tênue. Dentre todas as localidades estudadas, apenas para a população da restinga de Setiba ocorreu relação positiva e significativa entre o tamanho da ninhada e o tamanho corpóreo das fêmeas. Entretanto, a ausência de relação significativa entre essas variáveis para as demais populações pode constituir apenas um artefato do tamanho da amostra, uma vez que foi justamente a população de Setiba que possuía o maior número de lagartos amostrados. Quando os dados das populações de *T. torquatus* de restinga foram analisados conjuntamente, o efeito do tamanho do corpo da fêmea sobre o tamanho da ninhada tornou-se mais claro, embora ainda tênue. Cerca de 23% da variação no tamanho da ninhada foi explicada pelo tamanho corpóreo das fêmeas, provavelmente em função da pequena variação existente no tamanho das ninhadas que as fêmeas produzem (1 a 4 ovos). Entretanto, quando analisada a relação entre o tamanho médio das fêmeas e o tamanho médio das ninhadas das respectivas populações, o tamanho médio das fêmeas explicou cerca de 74% da variação no tamanho médio das ninhadas, mostrando que o tamanho corpóreo da fêmea afeta o tamanho da ninhada. Adicionalmente, foi constatada a ocorrência de variação geográfica no tamanho das ninhadas produzidas pelas fêmeas de *T. torquatus* ao longo das áreas de restinga. Os dados obtidos no presente estudo confirmam uma tendência comum à maioria das espécies de lagartos, onde fêmeas maiores tendem a produzir ninhadas maiores (*e.g.* Tinkle *et al.*, 1970; Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988). Entretanto, eles também sugerem que outros fatores parecem estar

influenciando o tamanho da ninhada nas populações de *T. torquatus*. Quando o tamanho da ninhada foi comparado entre as populações após retirado o efeito do tamanho do corpo da fêmea, parte das diferenças detectadas permaneceram, além de terem surgido diferenças entre outros pares de populações de restinga.

As variações geográficas constatadas no tamanho da ninhada podem ser explicadas por outros fatores evolutivos e/ou ambientais (Ballinger, 1983; Niewiarowski, 1994). É possível que variáveis climáticas como a pluviosidade, a temperatura, o fotoperíodo e a umidade relativa do ar influenciem o tamanho da ninhada e outros parâmetros reprodutivos de *T. torquatus* ao longo de sua distribuição geográfica na costa, conforme tem sido registrado para outras espécies de tropidurídeos (Rocha, 1992; Van Sluys, 1993; Van Sluys *et al.*, 2002; Wiederhecker *et al.*, 2002).

Adicionalmente, seria interessante considerar outros fatores relacionados ao ambiente local (complexidade estrutural das áreas e presença de competidores, predadores e parasitas), que tendem a diferir ao longo dessas restingas (Rocha & Bergallo, 1997) e poderiam influenciar, direta ou indiretamente, os aspectos reprodutivos das populações de *T. torquatus* (e.g. Rand, 1982; Vitt & Price, 1982; Vitt, 1992). Nas áreas cujas populações tiveram tamanhos de ninhada relativamente maiores (Guriri e Grumari), a vegetação é mais fechada, com uma maior densidade de árvores (obs. pessoal). Essa característica do habitat pode estar relacionada a fatores ecológicos que atuam sobre os aspectos reprodutivos das espécies de lagartos (refúgio contra predadores, sítios de oviposição, disponibilidade de alimento) e, portanto, estaria possibilitando um investimento reprodutivo ligeiramente maior por parte das fêmeas de *T. torquatus*.

A influência da história evolutiva da espécie também deve ser considerada para explicar as diferenças no tamanho das ninhadas das populações ao longo da costa e a tendência da maioria das fêmeas em produzir ninhadas com dois ovos. O hábito de vida terrícola e predominantemente psamófilo dos indivíduos de *T. torquatus* de restinga (Rodrigues, 1987; obs.

peçoal) pode ter constituído uma pressão importante para a redução no tamanho das ninhadas, uma vez que o deslocamento na areia e a fuga rápida após a detecção pelo predador (uma das táticas de escape utilizadas pela espécie - obs. pessoal) podem ser prejudicados se a fêmea estiver carregando uma ninhada de massa muito elevada (e.g. Shine, 1980). De fato, espécies psamófilas de lagartos tendem a produzir ninhadas comparativamente menores do que as espécies saxícolas e terrícolas (Dunham *et al.*, 1988).

Ninhadas múltiplas

A produção de mais de uma ninhada na mesma estação reprodutiva parece ser um evento comum para as populações litorâneas de *T. torquatus*, pois ocorreu em seis das oito áreas em que foram amostradas fêmeas reprodutivas. Embora a frequência de ocorrência da segunda ninhada nessas populações não tenha sido elevada (de 9 a 36%), seu registro em várias localidades ao longo da costa e também em uma população interiorana de *T. torquatus* (Wiederhecker *et al.*, 2002) indica ser esta uma importante estratégia reprodutiva para a espécie. Para as populações deste estudo, cujas ninhadas são pequenas, a produção de ninhadas múltiplas pode ser vantajosa por aumentar as chances de sucesso reprodutivo da espécie.

Tamanho dos ovos

A variação interpopulacional no volume médio dos ovos produzidos pelas fêmeas de *T. torquatus* foi relativamente ampla (460 a 870mm³) e fortemente (60%) explicada pela variação no tamanho corpóreo médio dessas fêmeas ao longo das populações estudadas. Quando o efeito do tamanho do corpo das fêmeas sobre o volume dos ovos foi eliminado as diferenças interpopulacionais no volume dos ovos desapareceram, confirmando que a variação geográfica no tamanho dos ovos decorre da influência do tamanho corpóreo da fêmea sobre eles. Portanto,

os dados indicam que fêmeas maiores tendem a produzir ovos maiores, cujas vantagens estão relacionadas tanto à sobrevivência do ovo quanto à do filhote, uma vez que ovos maiores podem significar filhotes maiores que podem ter vantagens em relação aos demais (ver revisão em Rand, 1982). Entretanto, para verificar se os ovos maiores estão produzindo filhotes maiores e se essa relação varia entre as populações de *T. torquatus*, seria necessário ter disponíveis os dados de tamanho médio dos recém-nascidos em cada população, o que não foi possível neste estudo.

Aparentemente, parte da estratégia reprodutiva das populações litorâneas de *T. torquatus* está baseada no aumento do tamanho dos ovos preferencialmente ao aumento do tamanho da ninhada, já que foi constatada uma tendência à produção de ninhadas compostas predominantemente por dois ovos para quase todas as populações e que a variação no volume dos ovos é grande e fortemente determinada pela variação no tamanho do corpo da fêmea. Essa tendência discorda da idéia reconhecida como a mais comum para a maioria das espécies de répteis, a qual prevê que o tamanho dos ovos das espécies é o tamanho ótimo (as variações no volume são imperceptíveis) e que a maior parte da variação na massa da ninhada em função do tamanho do corpo da fêmea decorre da variação no número e não no tamanho dos ovos (ver Congdon & Gibbons, 1987). Desse modo, a estratégia reprodutiva das populações litorâneas de *T. torquatus* estaria baseada na produção de poucos ovos por ninhada, com tamanho grande, e mais de uma ninhada por estação.

Massa relativa da ninhada

A massa relativa da ninhada de *T. torquatus* diferiu apenas entre a população de Praia das Neves e as populações de Trancoso e Prado, corroborando em parte uma tendência geral onde a massa relativa da ninhada tende a se manter relativamente constante ao longo da distribuição geográfica da espécie (Vitt & Congdon, 1978; Vitt & Price, 1982; Dunham *et al.*, 1988). O

maior valor de massa relativa obtido para Praia das Neves demonstra que essas fêmeas têm um investimento reprodutivo maior do que as fêmeas de Trancoso e Prado, que se traduz na produção de ninhadas e ovos maiores.

A massa relativa da ninhada pode refletir, em parte, a ação da seleção natural sobre a morfologia de acordo com o determinado pelo modo de forrageamento, pelo comportamento de escape aos predadores e pela especificidade do habitat, aspectos da ecologia influenciados pelos custos energéticos associados à locomoção (Vitt & Congdon, 1978; Shine, 1980; Huey & Pianka, 1981; Vitt, 1981; Vitt & Price, 1982; Ballinger, 1983; Dunham *et al.*, 1988). As variações geográficas na massa relativa da ninhada podem ocorrer, portanto, como resultado das respostas adaptativas das populações às variações locais na disponibilidade de recursos ou nas táticas de escape que afetam, direta ou indiretamente, a energia que as fêmeas terão disponível para investir na reprodução (massa da ninhada) (Vitt & Congdon, 1978; Vitt & Price, 1982).

Assim, as diferenças existentes no grau de investimento reprodutivo das fêmeas de algumas populações deste estudo podem se dever a variações na intensidade de forrageamento, na tática de escape a predadores e nas características do habitat utilizado (*e.g.* disponibilidade de recursos alimentares), que permitem a elas investir mais energia na reprodução. A ausência de relação entre a massa relativa da ninhada e o tamanho corpóreo da fêmea é explicada pela relação positiva e significativa existente entre os tamanhos da ninhada e, principalmente, dos ovos e o tamanho da fêmea.

Dimorfismo sexual

Em todas as populações de restinga foi detectada a ocorrência de dimorfismo sexual no tamanho do corpo, da cabeça e da boca, sendo os machos sempre maiores do que as fêmeas (exceto em Maricá, onde não houve diferença nas dimensões de cabeça e boca). O dimorfismo

sexual constitui um aspecto muito comum à ecologia de vários grupos de lagartos (Anderson & Vitt, 1990; Stamps, 1983; Stamps *et al.*, 1997), incluindo os tropidurídeos (Vitt *et al.*, 1997b).

Provavelmente, as fêmeas de *T. torquatus*, após atingirem a maturidade sexual, diminuem o investimento no crescimento corpóreo e direcionam grande parte da energia para a reprodução, o que estaria contribuindo para a manutenção das diferenças sexuais existentes no tamanho do corpo e da cabeça entre os sexos. Esse fato é corroborado pela comparação dos valores resultantes da diferença entre o CRC médio e o CRC máximo de machos e fêmeas e da diferença entre o tamanho mínimo na maturidade e o CRC médio desses dois sexos. Em ambos os casos os valores resultantes são maiores para os machos, indicando que estes crescem mais (ou inversamente, a taxa de crescimento das fêmeas se reduz, quando comparada à dos machos) após atingirem a maturidade sexual. Diferenças sexuais nas taxas de crescimento corpóreo foram demonstradas para uma população de *T. torquatus* em uma área de Cerrado no Distrito Federal (Pinto, 1999). Nessa população, embora a taxa de crescimento corpóreo tenha diminuído em ambos os sexos após a maturidade sexual ter sido atingida, a taxa de crescimento dos machos foi significativamente maior do que a das fêmeas, inclusive durante a fase imatura (Pinto, 1999). Portanto, embora não sejam conhecidas as taxas de crescimento das fêmeas e dos machos das populações de *T. torquatus* aqui estudadas, a hipótese de crescimento diferencial entre os sexos deve ser considerada como um possível fator responsável pela manutenção do dimorfismo sexual nas populações de restinga. Para outros tropidurídeos do sudeste do Brasil, como *Liolaemus lutzae* (Rocha, 1995) e *Tropidurus itambere* (Van Sluys, 1998), as taxas de crescimento diferencial entre fêmeas e machos e a seleção intra-sexual nos machos foram reconhecidos como os dois principais fatores responsáveis pela manutenção do dimorfismo sexual em ambas as espécies.

Embora não tenha sido realizado um estudo que investigue a ocorrência de seleção sexual

nas populações de *T. torquatus* de restinga, vários fatores apontam essa hipótese como sendo um importante mecanismo de origem e manutenção do dimorfismo sexual nessas populações.

Durante as coletas foram observadas, em algumas restingas, interações agonísticas entre machos de *T. torquatus* onde um indivíduo (aparentemente o residente) deslocava-se na direção de outro que se aproximava, expulsando-o da área. Em uma das ocasiões, na restinga de Setiba, ocorreu embate físico, com o indivíduo residente agredindo o invasor com mordidas. Adicionalmente, também é preciso considerar que o dimorfismo sexual e a territorialidade são comuns para a maioria das espécies de tropidurídeos (Vitt *et al.*, 1997b), já tendo sido comprovados para uma população de *T. torquatus* de Cerrado (Pinto, 1999).

A hipótese de segregação intersexual de nicho alimentar (Darwin, 1874; Schoener, 1967) não foi testada no presente estudo. Entretanto, a possível ocorrência de utilização diferencial dos itens alimentares por machos e fêmeas deve ser uma consequência das diferenças sexuais existentes no tamanho do corpo e da cabeça dos lagartos, provavelmente originadas e mantidas pelos processos de seleção sexual e crescimento corpóreo diferencial entre machos e fêmeas, cuja ocorrência para as populações litorâneas de *T. torquatus* é apoiada pelas evidências obtidas neste estudo e disponíveis na literatura (*e.g.* Pinto, 1999).

O dimorfismo sexual ocorreu com diferentes intensidades dentre as 10 populações de *T. torquatus* estudadas. Essas diferenças têm sido moldadas ao longo do tempo evolutivo, provavelmente de acordo com a influência que as características do ambiente local (*e.g.* estrutura do habitat e condições climáticas) exercem sobre os principais aspectos ecológicos relacionados aos processos responsáveis pela ocorrência do dimorfismo sexual nas populações. Além disso, Vitt (1993) sugere ainda que essas diferenças interpopulacionais no grau de dimorfismo sexual possam ser consequência da deriva genética.

A ausência de diferenças sexuais nas medidas de cabeça e de boca dos indivíduos da

restinga de Maricá precisa ser revista com cuidado pois pode decorrer de um problema no tamanho da amostra, já que as demais populações tiveram dimorfismo sexual, o qual também ocorre em outras populações de *T. torquatus* (Pinto, 1999; Dutra, 2000) e em várias outras espécies de *Tropidurus* (Vitt, 1991b).

Comparação com outras populações de *Tropidurus torquatus*

Os tamanhos corpóreos dos indivíduos adultos das populações de *T. torquatus* deste estudo estão entre os menores registrados para a espécie ao longo de sua distribuição geográfica no Brasil. Os maiores tamanhos foram obtidos para uma população do Arquipélago dos Abrolhos (Tabela 11) e os menores para as fêmeas de Grussaí e para os machos de Trancoso (este estudo). Em um estudo anterior realizado com a população de Guriri (Teixeira & Giovanelli, 1999), foi registrado para os machos um valor médio de CRC (Tabela 11) inferior ao obtido neste estudo para os machos da restinga de Trancoso. Entretanto, este valor não deve ser considerado como o menor tamanho dos machos de *T. torquatus* porque, aparentemente, foram incluídos no cálculo da média os machos jovens, o que tende a diminuir o valor final. As populações de outras áreas de restinga na Bahia estudadas por Dutra (2000) tiveram tamanhos corpóreos semelhantes aos obtidos neste estudo (Tabela 11), confirmando que os indivíduos das populações costeiras são menores do que os encontrados nas interioranas (Rodrigues, 1987).

A redução no tamanho corpóreo das populações de restinga de *T. torquatus* (ambiente de origem mais recente) pode ter ocorrido após a colonização dessas áreas por populações ancestrais, originárias das interioranas já existentes e que possuíam tamanhos corpóreos maiores (Rodrigues, 1987). Como a morfologia e a ecologia de lagartos podem ser influenciadas pela estrutura do habitat ocupado (Vitt *et al.*, 1997a) é provável que, após a ocupação inicial das restingas pelas populações ancestrais, as diferentes características ambientais locais possam ter

constituído uma importante pressão de seleção para a redução do tamanho dos indivíduos das áreas de restinga.

O tamanho mínimo na maturidade para as fêmeas das populações de restinga foi menor do que o registrado para as fêmeas de cerrado (65,0mm) (Wiederhecker *et al.*, 2002), corroborando uma tendência geral das espécies de lagartos onde fêmeas maiores tendem a atingir a maturidade sexual com tamanhos corpóreos maiores (Dunham *et al.*, 1988).

Os tamanhos médios das ninhadas das populações deste estudo, predominantemente constituídas por dois ovos, foram os menores registrados para a espécie (Tabela 11). As variações geográficas no tamanho das ninhadas de *T. torquatus* decorreram, em parte, das diferenças no tamanho corpóreo das fêmeas, conforme foi constatado para este estudo e para outras populações da espécie (Rocha *et al.*, 2002b; Wiederhecker *et al.*, 2002). Entretanto, nas populações vivendo no Cerrado e no Arquipélago dos Abrolhos o tamanho do corpo das fêmeas explicou a maior parte da variação no tamanho das ninhadas (62% e 56%, respectivamente) (Rocha *et al.*, 2002b; Wiederhecker *et al.*, 2002), enquanto nas populações de restinga deste estudo, o tamanho das ninhadas pode ter sido influenciado ainda por fatores extrínsecos, relacionados às características ambientais locais como a estrutura do habitat e as variáveis climáticas e, provavelmente, por fatores filogenéticos também.

Em relação aos demais aspectos reprodutivos da espécie analisados neste estudo (tamanho dos ovos e massa relativa da ninhada), só puderam ser realizadas comparações com a população de Cerrado (Wiederhecker *et al.*, 2002), a única para a qual esses dados estão disponíveis. O tamanho dos ovos também foi influenciado pelo tamanho do corpo das fêmeas na área de cerrado, o que explica o maior volume médio registrado para essa população ($892,2 \pm 146,5\text{mm}^3$). Assim, os dados confirmam que há uma tendência geral para a espécie de que fêmeas maiores produzam ninhadas e ovos maiores, além da produção de mais de uma ninhada

por estação reprodutiva. Entretanto, os dados do presente estudo indicaram que as fêmeas de quase todas as populações de restinga produzem, predominantemente, ninhadas com dois ovos e investem mais energia no aumento do tamanho do ovo do que no tamanho da ninhada, provavelmente em função de restrições morfológicas e ambientais. Na população de Cerrado, no entanto, essas restrições parecem ser mais amenas, permitindo maior variação no tamanho e no volume dos ovos e um menor investimento reprodutivo por ninhada (Wiederhecker *et al.*, 2002). O maior investimento reprodutivo das fêmeas de restinga foi comprovado pelos valores obtidos para a massa relativa da ninhada, maiores do que o registrado para a população de cerrado ($MRN_{nc} = 0,089 \pm 0,004$), sugerindo que pressões seletivas mais fortes para estes parâmetros devem estar agindo sobre as fêmeas das áreas de restinga.

De modo semelhante ao ocorrido com as populações deste estudo, também foi constatado dimorfismo sexual no tamanho do corpo, da cabeça e da boca para outras populações de *T. torquatus* em áreas de Cerrado (Pinto, 1999), restinga e no Arquipélago dos Abrolhos (Dutra, 2000), sempre com os machos atingindo tamanhos maiores do que as fêmeas. A seleção intra-sexual entre machos parece explicar, pelo menos em parte, as diferenças no tamanho do corpo e da cabeça em todas essas populações (Pinto, 1999; Dutra, 2000), sendo que na população estudada no Cerrado (Pinto, 1999) também foi demonstrada a ocorrência de diferenças sexuais nas taxas de crescimento corpóreo.

As populações litorâneas de *T. torquatus* têm características reprodutivas semelhantes entre si, quando comparadas às populações interioranas e insulares, demonstrando constituir um grupo diferenciado dentro da espécie, provavelmente em decorrência da recente divergência da população ancestral e da influência das variáveis climáticas. Situação semelhante foi encontrada para *Ameiva ameiva* (Teiidae), cujas populações de cerrado, caatinga e amazônia são mais semelhantes nos aspectos reprodutivos dentro de cada tipo de ambiente do que entre eles (Vitt &

Colli, 1994).

Seria interessante a realização de um estudo filogenético, utilizando dados moleculares, morfológicos e ecológicos para que fosse possível investigar até que ponto as variações geográficas no tamanho corpóreo dos lagartos e nos diferentes aspectos reprodutivos existentes entre as populações de restinga e entre elas e as populações insulares e interioranas são determinadas pela história evolutiva do grupo e quanto é consequência da influência das condições do ambiente local em que elas ocorrem.

Apesar das variações geográficas existentes em alguns aspectos reprodutivos das populações de *T. torquatus* de restinga, do cerrado e do Arquipélago dos Abrolhos, a espécie como um todo tem uma única estratégia reprodutiva, que é a maturação precoce (a maturidade sexual ocorre no primeiro ano de vida) com ninhadas múltiplas (Tinkle *et al.*, 1970; Dunham *et al.*, 1988), embora o tamanho dessas ninhadas varie entre os diferentes tipos de ambiente.

Comparação com outras espécies de tropidurídeos

Na literatura estão disponíveis informações sobre os aspectos reprodutivos para cerca de 18 espécies de tropidurídeos, em muitos casos para mais de uma população da mesma espécie. Todas são maturadoras-precoces (Tinkle *et al.*, 1970; Dunham *et al.*, 1988) e, à exceção de uma população de *Tropidurus spinulosus* na Argentina (Martori & Aúñ, 1994) e uma de *T. cf oreadicus* no Pará (Vitt, 1993), as outras para as quais se tem esse tipo de informação mostraram evidências da produção de mais de uma ninhada por estação reprodutiva.

O tamanho da ninhada varia bastante entre as espécies, com os valores médios oscilando entre 1,9 em *Plica umbra* (média calculada com base nos dados de quatro populações) (Vitt *et al.*, 1997b) e 7,3 em uma população de *T. hispidus* da caatinga (Vitt, 1993) (Tabela 12). A idéia proposta por Rand (1982) de que as espécies amazônicas tendem a possuir ninhadas menores do

que espécies similares de áreas abertas não se aplica aos tropidurídeos e essa discordância é reforçada pelos resultados obtidos neste estudo para as populações de *T. torquatus* de restinga. Várias espécies de áreas abertas (Vitt & Goldberg, 1983; Rocha, 1992; Galdino *et al.*, no prelo; este estudo) tiveram ninhadas com tamanhos pequenos e semelhantes aos obtidos para as espécies amazônicas (Vitt, 1991b; Vitt & Zani, 1996; Vitt *et al.*, 1997b) (Tabela 12). Por outro lado, o tamanho da ninhada registrado para *Uranoscodon superciliosum* (Howland *et al.*, 1990) na Amazônia foi maior do que os tamanhos obtidos para várias espécies de áreas abertas (Tabela 12). De fato, ainda não foi possível identificar um padrão que permita explicar essa variação no tamanho das ninhadas dos tropidurídeos. O tamanho médio da ninhada varia muito, tanto entre espécies de áreas abertas, quanto entre as espécies de áreas mais fechadas ou de mata (Figura 6).

A existência de relação significativa entre o tamanho da ninhada e o tamanho da fêmea é um padrão comum nos tropidurídeos, embora não tenha sido registrado para algumas espécies da Amazônia (*U. flaviceps* - Vitt & Zani, 1996) e de áreas abertas (*T. semitaeniatus* - Vitt & Goldberg, 1983; *T. spinulosus* e *T. etheridgei* - Vitt, 1991a; duas espécies não descritas de *Tropidurus* de Rondônia - Vitt, 1993 e *E. nanuzae* - Galdino *et al.*, no prelo). Os dados disponíveis na literatura mostram que há, no grupo dos tropidurídeos, uma forte tendência à existência de relação positiva entre o tamanho da ninhada e o tamanho corpóreo da fêmea para as espécies de áreas abertas (Figura 6a). Para as espécies de áreas florestadas essa tendência não foi demonstrada, mas isso pode ser consequência do menor número de tropidurídeos desse tipo de habitat que foram estudados até o momento em relação à reprodução (Figura 6b). Nas populações de *T. torquatus* de restinga a relação entre o tamanho da ninhada e o tamanho da fêmea existe, mas é fraca, indicando que outros fatores estão operando e mantendo o tamanho dessa ninhada em torno de dois ovos. Um padrão semelhante foi encontrado para os tropidurídeos *Liolaemus lutzae*, que habita as faixas de areia das restingas do Rio de Janeiro

(Rocha, 1992) e *Eurolophosaurus nanuzae*, uma espécie que ocorre em áreas de campo rupestre, na Serra do Cipó, em Minas Gerais (Galdino *et al.*, no prelo). As fêmeas de *L. lutzae* e *E. nanuzae* também produziram ninhadas com tamanho praticamente fixo em dois ovos e que são, respectivamente, pouco (14,5%) ou nada influenciadas pelo tamanho corpóreo das fêmeas (Rocha, 1992; Galdino *et al.*, no prelo).

Os dados obtidos neste estudo para as populações de *T. torquatus* de restinga reforçam a idéia proposta por Vitt *et al.* (1997b) sobre a evolução do tamanho da ninhada em Tropidurinae. Segundo ela, o menor tamanho de ninhada é um caráter derivado, uma vez que o gênero basal *Uranoscodon* tem ninhadas grandes e a maioria das espécies de áreas abertas do grupo produzem ninhadas com tamanhos maiores do que as ninhadas das espécies amazônicas, que compõem um grupo mais derivado. A produção de ninhadas com dois ovos teria surgido mais de uma vez na evolução dos Tropidurinae: em *T. semitaeniatus* (Vitt, 1981), em *U. flaviceps* (Vitt & Zani, 1996) e em *P. umbra* (Vitt *et al.*, 1997b). Entretanto, parece ter ocorrido também em *E. nanuzae* e em *T. torquatus*, cujas ninhadas têm um tamanho pouco variável em torno de dois ovos (Galdino *et al.*, no prelo; este estudo). Em *T. torquatus* esse tamanho de ninhada surgiu apenas no grupo formado pelas populações litorâneas de restinga, provavelmente como consequência da redução no tamanho corpóreo após a ocupação das áreas litorâneas por uma população ancestral interiorana de *T. torquatus*, conforme proposto por Rodrigues (1987). Essa idéia é corroborada pelo fato de que o tamanho médio da ninhada registrado para uma população de cerrado de *T. torquatus* (6,1) (Wiederhecker *et al.*, 2002) é bem maior do que os tamanhos obtidos neste estudo para as populações de restinga.

Os volumes dos ovos produzidos pelas fêmeas de *T. torquatus* das populações de restinga (460 a 870mm³) estão entre os menores registrados para a família Tropiduridae, uma consequência da influência do tamanho do corpo da fêmea sobre o tamanho dos ovos, explicada

pelo menor tamanho corpóreo dos indivíduos das populações litorâneas de *T. torquatus* em relação às demais espécies de tropidurídeos.

A massa relativa da ninhada das espécies de Tropiduridae oscilou entre os valores de 0,056 a 0,219, com a maioria (46%) variando entre 0,160 e 0,200 (Tabela 12). Nas populações de *T. torquatus* deste estudo as medidas de massa relativa da ninhada (0,110 e 0,160) estiveram dentro dessa faixa e abaixo dos valores registrados para a maioria das espécies. Essas medidas são consideradas baixas quando comparadas aos valores das outras espécies forrageadoras de espreita, cuja massa relativa média é igual a 0,228 (Vitt & Price, 1982). Na realidade, elas estão mais próximas da média dos forrageadores ativos (0,176), que investem menos na produção de ovos e/ou ninhadas grandes por causa do alto grau de movimentação no ambiente (Vitt & Price, 1982).

Considerando o ambiente em que ocorrem os tropidurídeos em questão, é possível perceber que os valores de massa relativa da ninhada registrados para as espécies de floresta foram inferiores aos obtidos para as espécies de áreas abertas (Tabela 12), indicando que as fêmeas de áreas abertas tendem a um maior investimento reprodutivo na produção de suas ninhadas. O menor investimento reprodutivo dos tropidurídeos de áreas fechadas está relacionado principalmente ao hábito de vida predominantemente arborícola das espécies (Vitt, 1991b; Vitt & Zani, 1996; Vitt *et al.*, 1997b), que restringe a massa total de ninhada que uma fêmea pode carregar (Vitt & Price, 1982). Embora ocorram em restingas, que são áreas abertas, as fêmeas de *T. torquatus* deste estudo tiveram valores de massa relativa de ninhada semelhantes aos registrados para as espécies de florestas, indicando um investimento reprodutivo menor, provavelmente em função das restrições do tamanho corpóreo e também daquelas relacionadas ao ambiente local.

O dimorfismo sexual em tamanho está amplamente distribuído dentre os tropidurídeos

(Vitt, 1993; Vitt & Zani, 1996), ocorrendo em quase todas as espécies já estudadas, quase sempre com machos maiores do que as fêmeas, não só no tamanho do corpo como nas dimensões da cabeça (Stamps, 1983). Portanto, é possível afirmar que o dimorfismo sexual tenha surgido cedo na história evolutiva dos Tropicodurinae, sendo considerado um caráter plesiomórfico, fato corroborado pela sua ocorrência também em *U. superciliosum*, que é o gênero mais basal do grupo (Vitt, 1993; Vitt *et al.*, 1997b). Na maior parte dos estudos realizados, a seleção sexual têm sido considerada o principal fator responsável pela manutenção do dimorfismo sexual em tropicodurídeos (*e.g.*: Howland *et al.*, 1990; Vitt, 1991b; Van Sluys, 1993; Rocha, 1995; Vitt & Zani, 1996; Cruz, 1997; Vitt *et al.*, 1997b).

Os dados disponíveis para as espécies de tropicodurídeos mostram como ainda são escassas as informações sobre os diferentes aspectos da história de vida das espécies, principalmente aquelas que permitam traçar a história evolutiva do grupo e entender como certos parâmetros reprodutivos podem ser explicados, seja pela filogenia e/ou pelas influências ambientais locais.

Tabela 11: Comprimento rostro-cloacal médio (CRC, em mm) de machos e fêmeas e tamanho das ninhadas das populações de *Tropidurus torquatus* localizadas na restinga de Guriri (São Mateus, ES), no Arquipélago dos Abrolhos (BA), em restingas costeiras da Bahia e em uma área de cerrado de Brasília (DF), e utilizadas para comparação com as populações deste estudo. Os valores estão expressos pela média \pm desvio-padrão, a amplitude de variação para o tamanho da ninhada está entre parênteses e o símbolo (?) representa a inexistência da informação.

Localidade	CRC Machos	CRC Fêmeas	Tamanho da Ninhada	Fonte de Referência
Sta Bárbara, Abrolhos	104,9 \pm 3,9	85,3 \pm 5,0	4,1 \pm 1,1 (2 - 6)	Dutra, 2000; Rocha <i>et al.</i> , 2002b
Siriba, Abrolhos	90,6 \pm 6,6	82,9 \pm 3,6	(?)	Dutra, 2000
Sueste, Abrolhos	90,8 \pm 5,6	78,9 \pm 4,1	(?)	Dutra, 2000
BA-001, BA	76,2 \pm 5,4	60,4 \pm 2,9	(?)	Dutra, 2000
Guaratiba, BA	74,6 \pm 6,0	58,8 \pm 2,8	(?)	Dutra, 2000
Cumuruxatiba, BA	81,9 \pm 9,1	63,1 \pm 4,4	(?)	Dutra, 2000
Guriri, São Mateus, ES	67,5 \pm 16,1*	60,0 \pm 10,9*	(2 - 4)	Teixeira & Giovanelli, 1999
Maricá, RJ	72,0 \pm 9,5	61,8 \pm 4,7	(?)	Fialho <i>et al.</i> , 2000
Linhares, ES	71,6 \pm 3,7	58,2 \pm 2,6	(?)	Giaretta, 1996
Brasília, DF	(?)	82,4 \pm 16,3	6,1 \pm 0,2 (3 - 10)	Wiederhecker <i>et al.</i> , 2002

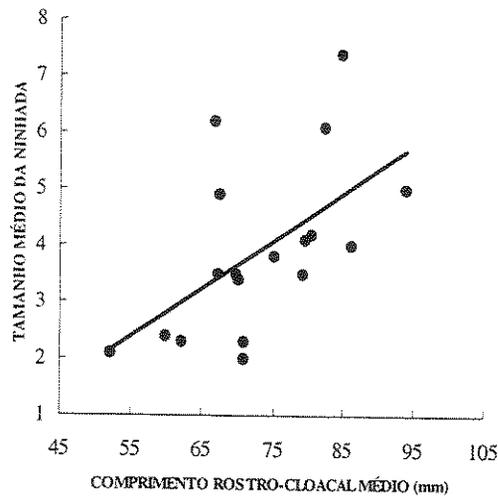
* indivíduos jovens considerados no cálculo da média de CRC

Tabela 12: Tamanho corpóreo médio da fêmea adulta (CRC - comprimento rostro-cloacal, em mm) e características reprodutivas (tamanho da ninhada, volume do ovo e massa relativa da ninhada) de várias espécies de Tropicuridae da América do Sul, utilizadas para comparação com as populações de *T. torquatus* de restinga. Os valores estão expressos pela média aritmética, a massa relativa da ninhada = massa da ninhada/massa total da fêmea (incluindo a massa da ninhada - MRNnc) e o símbolo (?) representa a inexistência da informação. As espécies de áreas florestadas estão indicadas por um asterisco.

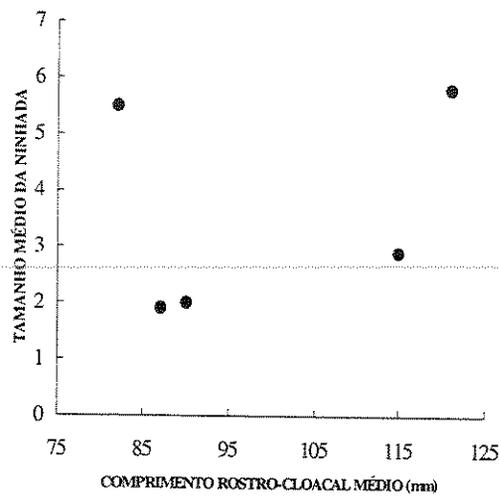
Espécie	Localidade	Tamanho da fêmea (CRC)	Tamanho da Ninhada	Volume do Ovo (mm ³)	Massa Relativa da Ninhada	Fonte de Referência
<i>L. luitzae</i>	Maricá, RJ	59,9	2,4	359,0 - 535,9	0,202	Rocha, 1992, 1996
<i>E. nanuzae</i>	Serra do Cipó, MG	52,2	2,1	(?)	(?)	Galdino <i>et al.</i> , no prelo
<i>U. superciliosum</i> *	Pará	121,1	5,8	1373,4	(?)	Howland <i>et al.</i> , 1990
<i>P. plica</i> *	Pará e Rondônia	114,9	2,9	2966,1	0,124	Vitt, 1991
<i>P. umbra</i> *	Equador, Pará e Acre	87,1	1,9	1423,9	0,154	Vitt <i>et al.</i> , 1997
<i>U. flaviceps</i> *	Equador	90,1	2,0	1350,1	0,110	Vitt & Zani, 1996
<i>T. spinulosus</i> *	Cordoba, Argentina	(?)	5,7	1252,1	(?)	Martori & Añn, 1994
<i>T. spinulosus</i>	Salta, Argentina	94,1	5,0	(?)	0,170	Cruz <i>et al.</i> , 1997
<i>T. spinulosus</i>	Alto do Araguaia, MT	86,2	4,0	(?)	(?)	Vitt, 1991
<i>T. senitaeniatus</i>	Exu, PE	72,4	2,0	766,4	0,162	Vitt & Goldberg, 1983 Vitt, 1993
<i>T. itambere</i>	Valinhos, SP	67,3	3,5	(?)	(?)	Van Sluys, 1993
<i>T. etheridgei</i>	Alto do Araguaia, MT	67,5	4,9	(?)	(?)	Vitt, 1991
<i>T. etheridgei</i>	Salta, Argentina	66,7	6,2	(?)	0,188	Cruz, 1997

Tabela 12: continuação

Espécie	Localidade	Tamanho da Fêmea (CRC)	Tamanho da Ninhada	Volume do Ovo (mm ³)	Massa Relativa da Ninhada	Fonte de Referência
<i>T. montanus</i>	Serra do Cipó, MG	69,8	3,5	(?)	0,056	Van Sluys <i>et al.</i> , 2002
<i>T. cf oreadicus</i>	Rio Xingu, PA	81,4	4,2	710,2	0,159	Vitt, 1993
<i>Tropidurus</i> sp1	Sta Bárbara, RO	71,9	3,4	889,2	0,184	Vitt, 1993
<i>Tropidurus</i> sp2	Ariquemes, RO	78,6	3,5	822,5	0,193	Vitt, 1993
<i>Tropidurus</i> sp3	Santa Cruz, RO	75,1	3,8	716,1	0,171	Vitt, 1993
<i>T. hispidus</i>	Exu, PE	86,6	7,3	627,7	0,219	Vitt & Goldberg, 1983
<i>T. hispidus</i> *	Venezuela	(?)	5,6	(?)	(?)	Vitt, 1993 Prieto <i>et al.</i> , 1976



a) Áreas Abertas



b) Áreas de Mata

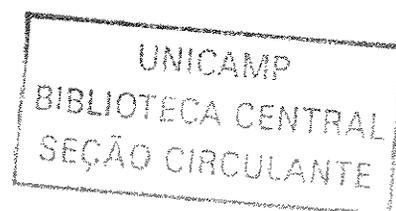
Figura 6: Relação entre o tamanho médio da ninhada e o comprimento rostro-cloacal médio (em mm) para as espécies de Tropicidae da América do Sul em **a)** áreas abertas ($r = 0,572$, $p < 0,05$, $n = 18$; $TN = 2,2 + 0,08 * CRC$) e em **b)** áreas de mata ($r = 0,297$, $p = 0,628$, $n = 05$). Dados extraídos de Prieto *et al.* (1976), Howland *et al.* (1990), Vitt & Goldberg (1983), Vitt (1991a, 1991b, 1993), Van Sluys (1993), Vitt & Zani (1996), Cruz (1997), Cruz *et al.* (1997), Vitt *et al.* (1997b), Rocha *et al.* (2002b), Van Sluys *et al.* (2002), Wiederhecker *et al.* (2002), Galdino *et al.* (no prelo), este estudo (média das populações litorâneas).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- A variação geográfica constatada no tamanho corpóreo médio das fêmeas de *T. torquatus* de restinga ao longo de sua distribuição na costa sudeste e sul-nordeste brasileira explicou parte da variação existente nos tamanhos da ninhada e dos ovos;
- O tamanho mínimo na maturidade das fêmeas de *T. torquatus* de restinga foi semelhante para todas as populações estudadas, indicando um certo grau de conservatividade filogenética nesse caráter reprodutivo;
- O tamanho médio das ninhadas produzidas nas populações litorâneas de *T. torquatus* teve pouca variação geográfica, sendo predominantemente constituído por 2 ovos. A baixa variação no tamanho da ninhada decorre do pouco efeito que o tamanho corpóreo das fêmeas têm sobre ele e indica que outros fatores estão influenciando o tamanho das ninhadas das populações de restinga;
- De modo semelhante ao que ocorre com a população coespecífica de Cerrado e com a maioria das espécies de Tropiduridae, as fêmeas das populações de restinga de *T. torquatus* produzem mais de uma ninhada por estação reprodutiva. Essas ninhadas múltiplas ocorrem com frequências altas, sugerindo serem parte importante da estratégia reprodutiva da espécie para aumentar seu sucesso reprodutivo em áreas costeiras;
- O tamanho médio dos ovos das populações de *T. torquatus* de restinga está dentre os menores produzidos pelos tropidurídeos, o que é explicado pelo efeito que o tamanho corpóreo das fêmeas tem sobre eles. Embora o tamanho da ninhada seja constituído predominantemente por 2 ovos para a maioria das populações de restinga, o tamanho dos ovos tende a aumentar com o aumento do tamanho corpóreo das fêmeas, sugerindo que a estratégia reprodutiva destas se baseie em aumentar o tamanho dos ovos produzidos em

- detrimento do aumento do tamanho da ninhada;
- A massa relativa da ninhada das populações de *T. torquatus* de restinga é maior do que a massa relativa da ninhada da população de cerrado, indicando que as fêmeas da região costeira investem mais energia por evento reprodutivo do que as fêmeas do interior;
 - As populações litorâneas de *T. torquatus* diferem das populações interioranas e insulares no tamanho corpóreo, que é menor, e em vários aspectos reprodutivos. As fêmeas das populações litorâneas produzem ninhadas e ovos menores, mas têm uma massa relativa da ninhada 1 a 3 vezes maior do que as fêmeas das populações de cerrado. Essas diferenças provavelmente decorrem do menor tamanho corpóreo dos indivíduos das populações de restinga, indicando que elas formem um grupo diferenciado dentro da espécie;
 - Todas as populações de *T. torquatus* de restinga deste estudo, assim como a população coespecífica de cerrado são maturadoras-precoces com múltiplas ninhadas, estratégia reprodutiva também utilizada pelas demais espécies de Tropicuridae, embora o tamanho da ninhada varia bastante dentro do grupo;
-
- O dimorfismo sexual foi constatado para todas as populações de *T. torquatus* de restinga estudadas, sempre com os machos maiores do que as fêmeas no tamanho do corpo, da cabeça e da boca (exceto para a população de Maricá, que não teve dimorfismo de forma), mas com intensidades diferentes entre as populações. As hipóteses de crescimento diferencial de machos e fêmeas, seleção intra-sexual entre os machos (e utilização diferencial de presas pelos sexos) parecem explicar conjuntamente a evolução e a manutenção do dimorfismo sexual nas populações litorâneas da espécie;
 - O presente estudo mostrou que parte da variação geográfica existente nos tamanhos da ninhada e, principalmente, dos ovos entre as populações de *T. torquatus* é resultado do efeito do tamanho corpóreo, que parece ser um fator de influência de origem filogenética.

Entretanto, também foi demonstrado que os fatores ambientais locais tais como estrutura do habitat e características climáticas devem exercer algum grau de influência sobre os diversos parâmetros reprodutivos da espécie ao longo de sua distribuição geográfica. Desse modo, a realização de um estudo filogenético utilizando dados moleculares, morfológicos e ecológicos se faz necessária para que seja possível investigar até que ponto as variações geográficas no tamanho corpóreo dos lagartos e em alguns aspectos reprodutivos são determinadas pela história evolutiva do grupo e quanto é consequência da influência das condições ambientais locais.



REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, R.A. & VITT, L.J. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. **Oecologia** **84**: 145-157.
- ANDREWS, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles In: C.Gans & F.H. Pough (eds.) **Biology of the Reptilia**, vol **13**, **Physiology D, Physiological Ecology**. Academic Press, NY, pp. 273-320.
- BALLINGER, R.E. 1983. Life-History Variations In: R.B. Huey; E.R. Pianka & T.W. Schoener (eds.) **Lizard Ecology: studies on a model organism**. Harvard University Press, Cambridge, Massachussets, pp. 241-260.
- CAROTHERS, J.H. 1984. Sexual Selection and Sexual Dimorphism in Some Herbivorous Lizards. **Am. Nat.** **124**(2): 244-254.
- COLLI, G.R. 1991. Reproductive Ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. **Copeia** **1991**(4): 1002-1012.
-
- CONGDON, J.D. & GIBBONS, J.W. 1987. Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** **84**: 4145-4147.
- COOPER JR, W.E. & VITT, L.J. 1989. Sexual Dimorphism of Head and Body Size in an Iguanid Lizard: Paradoxical Results. **Am. Nat.** **133**(5): 729-735.
- CRUZ, F.B. 1997. Reproductive Activity in *Tropidurus etheridgei* in the Semiarid Chaco of Salta, Argentina. **J. Herpetol.** **31**(3): 444-450.
- CRUZ, F.B.; TEISAIRE, E. & NIETO, L. 1997. Reproductive biology of the lizard *Tropidurus spinulosus* in the chaco of Salta, Argentina. **Stud. Neotrop. Fauna & Environm.** **32**: 28-32.
- DARWIN, C.R. 1874. The descent of man and selection in relation to sex. 2^d ed. John Murray, London, England.

- DUNHAM, A.E.; MILES, D.B. & REZNICK, D.N. 1988. Life History Patterns in Squamate Reptiles In: C.Gans & R.B. Huey (eds.) **Biology of the Reptilia, vol 16, Ecology B, Defense and Life History**. Alan R. Liss, Inc., NY, pp. 441-522.
- DUTRA, G.F. 2000. **Tamanho corporal e dieta de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) em três ilhas do Arquipélago dos Abrolhos e em três restingas no extremo sul da Bahia**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 80pp.
- DUVALL, D.; GUILLETTE, JR, L.J. & JONES, R.E. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles In: C. Gans (ed.) **Biology of the Reptilia, vol 12C**. Academic Press, pp. 201-231.
- FIALHO, R.F.; ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 2000. Feeding Ecology of *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae): Ontogenetic Shift in Plant Consumption and Seasonal Trends in Diet. **J. Herpetol.** 34(2): 325-330.
- FITCH, H.S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. **Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 96**: 1-53.
- GALDINO, C.A.B.; ASSIS, V.B.; KIEFER, M.C. & VAN SLUYS, M. no prelo. Reproduction and Fat Body Cycle of *Eurolophosaurus nanuzae* (Sauria:Tropiduridae), from a seasonal habitat of southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**.
- GIARETTA, A.A. 1996. *Tropidurus torquatus* (NCN). Home Range. **Herpetol. Rev.** 27(2): 80-81.
- GIBBONS, J.W. & LOVICH, J.E. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). **Herpetol. Monogr.** 4: 1-29.
- HOWLAND, J.M.; VITT, L.J. & LOPEZ, P.T. 1990. Life on the edge: the ecology and life history of the tropidurine iguanid lizard *Uranoscodon superciliosum*. **Can. J. Zool.** 68:

- 1366-1373.
- HUEY, R.B. & PIANKA, E.R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. **Ecology** 62(4): 991-999.
- MARION, K.R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard *Sceloporus undulatus*. **Herpetologica** 38(1): 26-39.
- MARTORI, R. & AÚN, L. 1994. Aspects of the ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. **Amphibia-Reptilia** 15: 317-326.
- NIEWIAROWSKI, P.H. 1994. Understanding geographic life-history variation in lizards In: L.J. Vitt & E.R. Pianka (eds) **Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives**. Princeton University Press, New Jersey, pp. 31-49.
- PÉREZ-MELLADO, V. & DE LA RIVA, I. 1993. Sexual size dimorphism and ecology: the case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). **Copeia** 1993(4): 969-976.
-
- PIANKA, E.R. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. **Ecology** 51(4): 703-720.
- PINTO, A.C.S. 1999. **Dimorfismo sexual e comportamento social do lagarto *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) em uma área de Cerrado no Distrito Federal**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 59pp.
- PRIETO, A.S.; LEÓN, J.R. & LARA, O. 1976. Reproduction in the tropical lizard, *Tropidurus hispidus* (Sauria: Iguanidae). **Herpetologica** 32(3): 318-323.
- RAND, A.S. 1982. Clutch and egg size in Brazilian Iguanid lizards. **Herpetologica** 38(1): 171-178.

- ROCHA, C.F.D. 1992. Reproductive and Fat Body Cycles of the Tropical Sand Lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. **J. Herpetol.** **26**(1): 17-23.
- 1994. Introdução à ecologia de lagartos brasileiros Em: L.B. Nascimento; A.T. Bernardes & G.A. Cotta (eds.) **Herpetologia no Brasil, 1**. PUCMG, Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias, Minas Gerais, pp. 39-57.
- 1995. Growth of the tropical sand lizard *Liolaemus lutzae* in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **16**: 257-264.
- 1996. Sexual dimorphism in the sand lizard *Liolaemus lutzae* of southeastern Brazil In: J.E. Péfaur (ed.) **Herpetologia Neotropical**. Actas del II Congreso Latinoamericano de Herpetologia, II Volumen. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes, Merida, Venezuela, pp. 131-140.
- ROCHA, C.F.D. & BERGALLO, H.G. 1997. Intercommunity variation in the distribution of abundance of dominant lizard species in restinga habitats. **Cien. Cult.** **49**(4): 269-274.
- ROCHA, C.F.D.; VRCIBRADIC, D.; TEIXEIRA, R.L. & CUZZUOL, M.G.T. 2002a. Interpopulational Variation in Litter Size of the Skink *Mabuya agilis* in Southeastern Brazil. **Copeia** **2002**(3): 857-864.
- ROCHA, C.F.D.; DUTRA, G.F.; VRCIBRADIC, D. & MENEZES, V. A. 2002b. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos archipelago: species list and ecological aspects. **Braz. J. Biol.** **62**(2): 285-291.
- RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, Ecologia e Zoogeografia dos *Tropidurus* do Grupo *Torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arq. Zool.** **31**(3): 105-230.
- SCHOENER, T.W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. **Science** **155**: 474-477.
- SHERBROOKE, W.C. 1975. Reproductive Cycle of a Tropical Teiid Lizard, *Neusticurus*

- ecpleopus* Cope, in Peru. **Biotropica** 7(3): 194-207.
- SHINE, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. **Oecologia** 46: 92-100.
- 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. **Quart. Rev. Biol.** 64(4): 419-461.
- 1994. Sexual Size Dimorphism in Snakes Revisited. **Copeia** 1994(2): 326-346.
- STAMPS, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality In: R.B. Huey; E.R. Pianka & T.W. Schoener (eds.) **Lizard Ecology: studies on a model organism**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 169-204.
- STAMPS, J.A.; LOSOS, J.B. & ANDREWS, R.M. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. **Am. Nat.** 149(1): 64-90.
- STEBBINS, R.C.; LOWENSTEIN, J.M. & COHEN, N.W. 1967. A field study of the Lava Lizard (*Tropidurus albemarlensis*) in the Galápagos Islands. **Ecology** 48(5): 839-851.
- TEIXEIRA, R.L. & GIOVANELLI, M. 1999. Ecologia de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) da restinga de Guriri, São Mateus, ES. **Rev. Brasil. Biol.** 59(1): 11-18.
- TINKLE, D.W. & BALLINGER, R.E. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. **Ecology** 53(4): 570-584.
- TINKLE, D.W.; WILBUR, H.M. & TILLEY, S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. **Evolution** 24: 55-74.
- VAN SLUYS, M. 1993. The Reproductive Cycle of *Tropidurus itambere* (Sauria: Tropiduridae) in Southeastern Brazil. **J. Herpetol.** 27(1): 28-32.
- 1998. Growth and Body Condition of the Saxicolous Lizard *Tropidurus itambere* in Southeastern Brazil. **J. Herpetol.** 32(3): 359-365.
- VAN SLUYS, M.; MENDES, H.M.A.; ASSIS, V.B. & KIEFER, M.C. 2002. Reproduction of *Tropidurus montanus* Rodrigues, 1987 (Tropiduridae), a lizard from a seasonal habitat of

- south-eastern Brazil, and a comparison with other *Tropidurus* species. **Herpetological Journal** **12**: 89-97.
- VITT, L.J. 1981. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. **Am. Nat.** **117**(4): 506-514.
- 1990. The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. **Pap. Av. Zool.** **37**(6): 107-123.
- 1991a. An Introduction to the Ecology of Cerrado Lizards. **J. Herpetol.** **25**(1): 79-90.
- 1991b. Ecology and life history of the scansorial arboreal lizard *Plica plica* (Iguanidae) in Amazonian Brazil. **Can. J. Zool.** **69**: 504-511.
- 1992. Diversity of Reproductive Strategies Among Brazilian Lizards and Snakes: The Significance of Lineage and Adaptation In: W.C. Hamlett (ed.) **Reproductive Biology of South American Vertebrates**. Springer-Verlag, New York, N.Y, pp. 135-149.
- 1993. Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. **Can. J. Zool.** **71**: 2370-2390.
- VITT, L.J. & CONGDON, J.D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. **Am. Nat.** **112**: 595-608.
- VITT, L.J. & PRICE, H.J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. **Herpetologica** **38**(1): 237-255.
- VITT, L.J. & GOLDBERG, S.R. 1983. Reproductive Ecology of Two Tropical Iguanid Lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. **Copeia** **1983**(1): 131-141.
- VITT, L.J. & COLLI, G.R. 1994. Geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. **Can. J. Zool.** **72**: 1986-2008.
- VITT, L.J. & ZANI, P.A. 1996. Ecology of the elusive tropical lizard *Tropidurus* [= *Uracentron*] *flaviceps* (Tropiduridae) in lowland rain forest of Ecuador. **Herpetologica** **52**(1): 121-132.

- VITT, L.J.; CALDWELL, J.P.; ZANI, P.A. & TITUS, T.A. 1997a. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** **94**: 3828-3832.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & ÁVILA-PIRES, T.C.S. 1997b. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (= *Plica*) *umbra* in the Amazon region. **Can. J. Zool.** **75**: 1876-1882.
- VRCIBRADIC, D. 2001. **Ecologia de Cinco Espécies de *Mabuya* (Lacertilia; Scincidae) no Sudeste do Brasil: Padrões Reprodutivos, Térmicos, Tróficos e Comunidades de Nematódeos Parasitas Associados**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 197pp.
- WIEDERHECKER, H.C.; PINTO, A.C.S. & COLLI, G.R. 2002. Reproductive Ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the Highly Seasonal Cerrado Biome of Central Brazil. **J. Herpetol.** **36**(1): 82-91.
- ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical analysis**. 4th ed. Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, 663pp.
-

CAPÍTULO II

ECOLOGIA TÉRMICA DE POPULAÇÕES COSTEIRAS DE *TROPIDURUS TORQUATUS*: O EFEITO DO AMBIENTE SOBRE A TEMPERATURA CORPÓREA DOS LAGARTOS

INTRODUÇÃO

Os estudos sobre ecologia térmica em répteis, principalmente lagartos, receberam o primeiro grande impulso no início da década de 40 com os trabalhos de Sergeyev (1939 *apud* Pough, 1983) na Ásia e Cowles & Bogert (1944) nos desertos da Califórnia. Desde então, outros estudos foram desenvolvidos e mostraram que a regulação da temperatura corpórea em lagartos é um processo mais complexo do que o suposto anteriormente. Nas décadas passadas, algumas importantes revisões sobre o tema, utilizando os dados disponíveis em literatura, possibilitaram o estabelecimento de certos parâmetros e de premissas básicas envolvidas na termorregulação em lagartos (Bogert, 1949, 1959; Brattstrom, 1965; Huey & Slatkin, 1976; Avery, 1982).

Temperatura de lagartos em atividade e fontes ambientais de calor

As temperaturas corpóreas dos lagartos variam dentro de uma faixa de temperaturas denominada “faixa de temperatura em atividade” (Pough & Gans, 1982). Elas oscilam entre a temperatura máxima atingida durante a atividade e aquela que determina o término da atividade e o retorno para o abrigo (“temperaturas máxima e mínima voluntariamente toleradas”, respectivamente) (Brattstrom, 1965; Pough & Gans, 1982). Dentro desse espectro, existe uma temperatura inicialmente considerada como “ótima” (também chamada de crítica ou preferida) que representaria um valor tido como ideal para que o lagarto possa realizar suas atividades (*e.g.* forrageamento, reprodução e interações sociais) (Bogert, 1959; Brattstrom, 1965). Contudo, como os vários processos bioquímicos envolvidos nessas atividades dependem de diferentes “temperaturas ótimas” (Huey, 1982; Pough, 1983), é fisiologicamente vantajosa a manutenção de uma faixa de ótimos de temperatura quando em atividade (Pough, 1983). Dessa forma, mais apropriado do que se referir a uma temperatura “ótima” é considerar a temperatura média \pm

desvio-padrão em atividade.

Os lagartos, como outros organismos ectotérmicos, dependem de fontes ambientais para obter o calor necessário à manutenção de suas temperaturas corpóreas (Bogert, 1949, 1959; Huey & Slatkin, 1976), conforme demonstrado para várias famílias em diferentes ambientes (ver revisões de Huey & Slatkin, 1976; Avery, 1982; Rocha, 1994). As principais fontes de calor normalmente utilizadas são a radiação solar direta e o calor do substrato e do ar. Embora estas fontes de calor influenciem a temperatura corpórea dos lagartos conjuntamente (Bogert, 1949, 1959; Brattstrom, 1965; Huey & Slatkin, 1976), de modo geral e dependendo da espécie, uma delas tem maior importância do que as outras. Essa importância varia de acordo com as características da ecologia e da história de vida de cada espécie (Huey & Pianka, 1983; Pianka, 1986).

A regulação comportamental da temperatura corpórea

A regulação das temperaturas corpóreas pelos lagartos pode ser feita através de mecanismos fisiológicos como alterações na vasoconstrição, que afetam as taxas de perda e de ganho de calor, resfriamento evaporativo (Cowles, 1958; Bogert, 1959; Brattstrom, 1965) e alterações na taxa de batimento cardíaco (Gonzalez & Porcell, 1986). Porém, a regulação da temperatura corpórea é realizada principalmente através de mecanismos comportamentais, uma característica conspícua em lagartos e reconhecida para várias espécies desde os primeiros estudos realizados por Cowles & Bogert (1944) e por Bogert (1949). Os principais mecanismos comportamentais utilizados pelas espécies de lagartos na termorregulação são a alternância entre áreas insoladas e sombreadas ou entre locais com temperaturas mais quentes ou frias, a regulação do tempo em atividade no ambiente, o aumento ou a diminuição do grau de achatamento do corpo em relação ao substrato e a modificação da postura, de modo a orientar o corpo paralela ou

perpendicularmente aos raios solares e, conseqüentemente, aumentar ou diminuir a área exposta à radiação (Brattstrom, 1965; Spellerberg, 1972; Van Damme *et al.*, 1987; Rocha & Bergallo, 1990; Carrascal *et al.*, 1992; Van Sluys, 1992; Smith & Ballinger, 1994; Martín *et al.*, 1995; Diaz *et al.*, 1996; Vitt *et al.*, 1996; Gandolfi & Rocha, 1998; Schaeuble & Grigg, 1998; Bauwens *et al.*, 1999).

A termorregulação ativa está amplamente relacionada à regulação comportamental da temperatura corpórea, uma vez que os lagartos utilizam os diversos tipos de comportamentos para controlar o ganho e a perda de calor. Na termorregulação passiva as temperaturas corpóreas apenas refletem as temperaturas ambientais. Na realidade, estas duas estratégias podem ser consideradas como extremos de um contínuo de opções termorregulatórias (Huey & Slatkin, 1976).

Fatores que afetam a termorregulação e custos associados

A termorregulação também pode ser influenciada pelo tipo de microhabitat utilizado (Pianka, 1986; Van Sluys, 1992; Vitt, 1995; Grover, 1996; Rocha & Vrcibradic, 1996) e por certas características físicas dos lagartos. O tamanho do corpo, a pigmentação da pele e o grau de isolamento térmico afetam a termorregulação, uma vez que podem aumentar ou diminuir a taxa de ganho e de perda de calor para o ambiente (Bogert, 1959; Pough, 1983; Carrascal *et al.*, 1992; Rocha, 1994).

As temperaturas corpóreas dos lagartos podem variar sazonalmente em função das mudanças climáticas (Huey & Slatkin, 1976; Huey, 1982; Smith & Ballinger, 1994; Rocha, 1995), embora muitas vezes esses efeitos sejam reduzidos através dos mecanismos comportamentais utilizados pelos lagartos (Huey & Slatkin e referências incluídas, 1976; Pianka, 1986; Rocha & Vrcibradic, 1996).

Existem custos associados à termorregulação, como o risco de predação e o uso de microhabitats inadequados à alimentação, que podem reduzir de modo efetivo quaisquer ganhos fisiológicos resultantes (Huey & Slatkin, 1976). As temperaturas corpóreas fisiologicamente ótimas apenas podem ser ecologicamente ótimas se os custos necessários para atingi-las forem baixos, o que está diretamente relacionado ao habitat ocupado pelo lagarto (Huey & Slatkin, 1976; Huey, 1982) e às oportunidades que ele oferece para a realização das diversas atividades como forrageamento, reprodução e a própria termorregulação.

Temperatura corpórea e filogenia

A evolução da temperatura corpórea em lagartos parece ser conservativa dentro dos gêneros (Bogert, 1949). De acordo com essa hipótese, espécies filogeneticamente próximas tendem a possuir temperaturas corpóreas médias em atividade similares, mesmo habitando regiões geográficas diferentes. Em contrapartida, espécies pertencentes a gêneros e famílias com filogenias distintas diferem de modo significativo nas suas temperaturas corpóreas médias em atividade mesmo quando em simpatria e, portanto, sujeitas a condições ambientais semelhantes (Bogert, 1949). A maioria dos dados disponíveis corrobora essa hipótese (Huey, 1982; Crowley, 1985; Van Damme *et al.*, 1990; Andrews, 1998). No entanto, alguns estudos mostram que essa não é uma regra inflexível, pois já foram constatadas diferenças interespecíficas nas temperaturas corpóreas médias para os gêneros *Liolaemus* (Jáksic & Schwenk, 1983) e *Anolis* (Huey & Slatkin, 1976; Huey, 1982 e referências incluídas), em consequência de adaptações distintas dessas espécies a diferentes regiões geográficas. Em outros estudos foi constatado que populações de uma mesma espécie ocupando áreas com características ambientais diferentes apresentam variações significativas nas suas temperaturas corpóreas médias em atividade (Pianka, 1970; Arad *et al.*, 1989; Smith & Ballinger, 1994; Vitt & Colli, 1994).

Até o momento, várias espécies de tropidurídeos já foram estudadas quanto à ecologia térmica e, em todos os casos, foi demonstrada a importância fundamental das fontes de calor ambiental na regulação da temperatura corpórea desses lagartos (*Uranoscodon superciliosum*: Howland *et al.*, 1990; *Tropidurus oreadicus*: Rocha & Bergallo, 1990 e Vitt, 1993; *Plica plica*: Vitt, 1991; *T. itambere*: Van Sluys, 1992; *T. melanopleurus*: Pérez-Mellado & De la Riva, 1993; *T. spinulosus*: Martori & Aúñ, 1994 e Cruz, 1998; *T. semitaeniatus*: Vitt, 1995; *T. hispidus*: Vitt, 1995 e Vitt *et al.*, 1996; *Uracentron flaviceps*: Vitt & Zani, 1996a, 1996b; *P. umbra*: Vitt & Zani, 1996b e Vitt *et al.*, 1997; *T. etheridgei*: Cruz *et al.*, 1998; *T. montanus*: Kiefer, 1998; *Eurolophosaurus nanuzae*: Kiefer, dados não publicados). Em alguns desses estudos foram realizadas comparações entre espécies simpátricas (Vitt, 1995; Vitt & Zani, 1996b) e entre diferentes populações da mesma espécie (Vitt, 1993; Vitt *et al.*, 1997).

Para *Tropidurus torquatus*, um tropidurídeo comum ao Brasil central e às áreas de baixada litorânea do Rio de Janeiro até a Bahia, a ecologia térmica ainda é um aspecto pouco conhecido da sua biologia quando se considera a ampla distribuição geográfica da espécie. Os dados disponíveis para duas populações estudadas mostram que, apesar da temperatura corpórea ser semelhante, a importância das fontes de calor do ambiente para a termorregulação varia entre elas (Bergallo & Rocha, 1993; Teixeira-Filho *et al.*, 1996). Portanto, além de pouco ser conhecido sobre a ecologia térmica da espécie em suas diferentes populações, os dados disponíveis são insuficientes para avaliar a ocorrência ou não de variação geográfica nas temperaturas corpóreas e nos diferentes aspectos da sua ecologia térmica.

Os estudos realizados com várias populações de *Ameiva ameiva* em áreas de caatinga, cerrado e floresta amazônica no Brasil (Vitt & Colli, 1994) e com várias populações de *Aspidoscelis tigris* (= *Cnemidophorus tigris*) em áreas de deserto no sudoeste dos Estados Unidos (Pianka, 1970) demonstraram que alguns aspectos da biologia dessas espécies (reprodução,

temperatura corpórea e dieta) variaram entre determinadas populações, principalmente como consequência das diferentes características ambientais às quais elas estão submetidas. Portanto, é possível que as populações de *T. torquatus* encontradas ao longo da costa brasileira possam ser influenciadas pelas diferentes variáveis ambientais (pluviosidade, temperatura e estrutura da vegetação) ocorrentes em cada localidade, de modo semelhante ao observado para *A. ameiva* e *A. tigris*.

Neste capítulo, estudamos a ecologia térmica de 10 populações de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga ao longo da costa dos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia, buscando avaliar se essas populações variam na temperatura corpórea ao longo do gradiente geográfico e quais fontes de calor ambiental são mais importantes na regulação da temperatura corpórea desses indivíduos em cada população.

OBJETIVOS

Este capítulo objetiva estudar comparativamente a ecologia térmica de 10 populações de *Tropidurus torquatus* que ocorrem em áreas de restinga ao longo da costa brasileira e responder às seguintes questões:

- 1) Qual é a temperatura corpórea média em atividade de cada população de *T. torquatus* nas restingas estudadas?
- 2) Em que extensão fatores ambientais tais como o calor do substrato e o calor do ar afetam as temperaturas corpóreas dessas populações?
- 3) As temperaturas corpóreas médias em atividade das populações de *T. torquatus* de restinga são similares ou diferem entre si? Essas similaridades ou diferenças permanecem após retirado o efeito do ambiente térmico local sobre elas?
- 4) As populações de *T. torquatus* de restinga tendem a ser termorreguladoras passivas ou ativas? Em que extensão elas diferem quanto ao grau de termorregulação exibido?
- 5) O tamanho ou a massa dos indivíduos afeta as suas temperaturas corpóreas?
- 6) Existem diferenças sexuais na temperatura corpórea média em atividade em cada população ou para a espécie como um todo?
- 7) A ecologia térmica de *Tropidurus torquatus* é conservativa (intraespecificamente estável) ou varia entre suas populações de acordo com a distribuição geográfica, como resultado da influência das variações nas temperaturas ambientais?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta dos dados

Os lagartos foram coletados em 10 áreas de restinga, sendo cinco localizadas no estado do Rio de Janeiro (Grussaí, município de São João da Barra; Barra de Maricá, município de Maricá; Grumari, município do Rio de Janeiro; Massambaba, município de Arraial do Cabo e Jurubatiba, município de Macaé), três no estado do Espírito Santo (Praia das Neves, município de Presidente Kennedy; Setiba, município de Guarapari e Guriri, município de São Mateus) e duas no estado da Bahia (municípios de Trancoso e Prado). Essas áreas foram descritas no item “Áreas de Estudo” e constituem uma amostra substancial das populações de *Tropidurus torquatus* encontradas ao longo da costa brasileira.

Todas as amostragens foram realizadas durante uma mesma estação úmida, no período de novembro de 1999 a março de 2000, para retirar possíveis efeitos da sazonalidade ou diferenças entre anos sobre a ecologia térmica da espécie.

Os lagartos foram coletados com espingardas de ar comprimido, tiras elásticas (garrote cirúrgico) ou laço. A temperatura cloacal foi registrada imediatamente após a captura com termômetro cloacal Schulteiss® de leitura rápida (precisão de 0,2°C), tendo sido desconsideradas as temperaturas cloacais registradas após 30s da primeira tentativa de captura do lagarto. O mesmo termômetro foi utilizado para registrar as temperaturas do microhabitat do lagarto (temperaturas do substrato onde o lagarto foi avistado pela primeira vez e do ar 1cm acima do substrato). No caso de substratos rígidos como o tronco de uma árvore ou um cupinzeiro, que têm a superfície irregular, o bulbo do termômetro era colocado em alguma reentrância da superfície (sempre no local onde foi avistado o lagarto) para reduzir a influência da temperatura do ar e, conseqüentemente, um erro na medida da temperatura do substrato.

Para os lagartos coletados eram realizadas, sempre que possível, observações sobre o comportamento termorregulatório do animal. Para isso, eram registrados alguns dados referentes à postura do animal em relação ao substrato e à radiação solar, isto é, se ele estava sob o sol ou à sombra, com o corpo totalmente encostado ao substrato ou com a porção anterior erguida e se estava com o dorso ou com a frente do corpo voltados para o sol.

A massa (M) e o comprimento rostro-cloacal (CRC) foram registrados com o uso de uma balança de precisão (precisão de 0,01g) e paquímetro (precisão de 0,1mm), respectivamente. O sexo foi identificado no campo com base no dimorfismo sexual característico da espécie (Rodrigues, 1987) e, posteriormente, após dissecação, confirmado através de análise das gônadas.

Análise dos dados

A temperatura corpórea (T_c) média em atividade de cada população de restinga de *T. torquatus* estudada foi estimada através do cálculo da média aritmética (± 1 desvio-padrão) das temperaturas cloacais de lagartos ativos registradas naquela população. De modo semelhante foram estimadas as médias das temperaturas do substrato (T_s) e do ar no microhabitat (T_a).

Para avaliar em que extensão as temperaturas ambientais medidas (substrato e ar) afetam a temperatura corpórea de *T. torquatus* foi realizada uma Análise de Regressão simples (Zar, 1999) entre a temperatura corpórea do lagarto (T_c) e as temperaturas do substrato (T_s) e, posteriormente, do ar (T_a) para cada população de restinga. Quando constatada a existência de relação significativa entre essas variáveis foi realizada uma Análise de Regressão múltipla (Zar, 1999) entre a temperatura do corpo (T_c) e as temperaturas do substrato (T_s) e do ar (T_a) para avaliar o efeito aditivo dessas variáveis ambientais na temperatura corpórea dos lagartos.

Para analisar se as temperaturas corpóreas médias em atividade das diferentes populações de *Tropidurus torquatus* estudadas diferiram entre si foi realizado o seguinte procedimento:

foram obtidos os resíduos da temperatura corpórea independentes das temperaturas do substrato e do ar de cada restinga (Análise de Regressão múltipla - Zar, 1999) para remover os efeitos destas variáveis ambientais sobre as populações locais conjuntamente. A seguir, foi realizada uma Análise de Variância para um fator (Anova) (Zar, 1999) entre as médias dos resíduos da temperatura corpórea independentes das temperaturas ambientais das restingas. No caso de haver diferenças significativas nesta análise (i.e., pelo menos uma diferença entre um dos pares de populações) foi realizado o teste Post Hoc de Tukey (Zar, 1999) para detectar quais os pares de populações que apresentaram temperaturas corpóreas significativamente diferentes. Através desse procedimento foi possível detectar se as diferenças interpopulacionais nas temperaturas corpóreas persistiam após retirado o efeito das temperaturas do substrato e do ar sobre elas.

A Análise de Variância para um fator (Anova) (Zar, 1999) foi utilizada para avaliar se as temperaturas do substrato (T_s) e do ar (T_a) registradas em cada área de restinga estudada diferiram significativamente entre essas localidades. Quando constatada a existência de diferença significativa foi realizado o teste Post Hoc de Tukey (Zar, 1999) para detectar quais pares de restingas estavam diferindo quanto a essas variáveis ambientais.

Foi realizada uma Análise de Regressão simples (Zar, 1999) entre os valores médios das temperaturas corpóreas obtidos para cada uma das populações de *T. torquatus* e as médias das temperaturas do substrato de cada restinga (posteriormente repetido para a temperatura do ar) para detectar a existência de relação significativa entre as médias das temperaturas dos lagartos e as do ambiente ao longo das 10 localidades representativas da distribuição geográfica de *T. torquatus* na costa brasileira.

O grau relativo de termoconformação corpórea de cada população de *T. torquatus* foi avaliado através do cálculo da diferença entre a temperatura do corpo e as temperaturas do ambiente no microhabitat no momento da captura do lagarto (ΔT - Vrcibradic & Rocha, 1998),

onde $\Delta T_s = T_c - T_s$ e $\Delta T_a = T_c - T_a$. Os valores médios de ΔT_s e ΔT_a para cada população de *T. torquatus* foram estimados através do cálculo da média aritmética (± 1 desvio-padrão) dessas diferenças (ΔT_s e ΔT_a), desconsiderando os sinais negativos (em módulo). Adicionalmente, também foi calculada a porcentagem de valores negativos de ΔT_s e ΔT_a para ser estimada a frequência com que as temperaturas corpóreas estiveram abaixo das temperaturas do substrato e do ar, o que indica uma termorregulação primariamente ativa por parte dos indivíduos.

Para avaliar os efeitos das temperaturas ambientais de cada restinga sobre o comportamento termorregulatório dos indivíduos da população foi realizada uma Análise de Regressão (Zar, 1999) entre a temperatura média do substrato e a porcentagem de valores negativos de ΔT_s e entre a temperatura média do ar e a porcentagem de valores negativos de ΔT_a de cada população. Antes de proceder as análises, os valores das porcentagens foram transformados para a sua raiz do arco-seno, visto que porcentagens possuem uma distribuição binomial (Zar, 1999).

Os valores de ΔT_s e ΔT_a das 10 populações foram comparados através de Análise de Variância para um fator (Anova) (Zar, 1999) para detectar se elas diferiram no grau relativo de termorregulação. Quando constatada a existência de diferenças significativas em pelo menos um dos pares de populações foi realizado um teste Post Hoc de Tukey (Zar, 1999) para detectar quais pares de restingas estavam diferindo.

Para avaliar o efeito do tamanho do corpo (CRC) e da massa (M) dos lagartos sobre a temperatura corpórea média em atividade (T_c) de cada população foi realizada uma Análise de Regressão simples (Zar, 1999) entre essas variáveis. As diferenças sexuais na temperatura corpórea foram testadas por Análise de Variância para um fator (Anova) (Zar, 1999) entre as temperaturas corpóreas obtidas para os indivíduos adultos de cada sexo em cada restinga.

RESULTADOS

Temperatura corpórea em atividade de *Tropidurus torquatus* e temperaturas ambientais

A temperatura corpórea média em atividade das populações estudadas de *Tropidurus torquatus* variou de $30,8 \pm 4,5^{\circ}\text{C}$ ($n = 67$) na restinga de Praia da Neves a $36,2 \pm 1,5^{\circ}\text{C}$ ($n = 26$) na restinga de Guriri e $36,2 \pm 2,3^{\circ}\text{C}$ ($n = 50$) em Massambaba (Tabela 1). A maior variação na temperatura corpórea (T_c) foi encontrada em Setiba, onde a menor temperatura registrada para um indivíduo foi de $24,0^{\circ}\text{C}$ e a maior de $38,9^{\circ}\text{C}$ ($n = 95$) (Tabela 1).

As menores temperaturas ambientais foram registradas na restinga de Praia das Neves, onde as temperaturas do substrato (T_s) e do ar (T_a) atingiram os valores médios de $26,2 \pm 3,2^{\circ}\text{C}$ ($n = 66$) e $25,4 \pm 3,1^{\circ}\text{C}$ ($n = 68$), respectivamente (Tabela 1). As maiores temperaturas do microhabitat ocorreram em Massambaba, com $T_s = 35,1 \pm 3,9^{\circ}\text{C}$ ($n = 47$) e $T_a = 32,4 \pm 3,2^{\circ}\text{C}$ ($n = 51$) (Tabela 1). A maior variação em T_s foi encontrada em Setiba, onde a menor temperatura registrada foi de $22,4^{\circ}\text{C}$ e a maior atingiu $44,0^{\circ}\text{C}$ ($n = 98$). Para T_a , a maior variação ocorreu na restinga de Praia das Neves, cujos valores oscilaram entre $20,0^{\circ}\text{C}$ e $39,0^{\circ}\text{C}$ ($n = 68$) (Tabela 1).

Relação entre a temperatura corpórea de *T. torquatus* e as temperaturas ambientais

As relações entre a temperatura corpórea (T_c) e as temperaturas do substrato (T_s) e do ar (T_a) foram positivas e significativas para todas as populações de *T. torquatus* de restinga estudadas (Tabela 2, Figuras 1 e 2). As duas temperaturas ambientais explicaram, juntas, grande parte da variação em T_c em todas as populações, à exceção da restinga de Trancoso, para a qual a importância de T_s e T_a foi, comparativamente, menor (Tabela 2).

A Análise de Regressão múltipla mostrou que, após retirado o efeito de T_s , T_a explicou uma parte adicional da variação na temperatura corpórea dos lagartos nas restingas de Trancoso,

Jurubatiba, Maricá e Massambaba (Tabela 2). Nas restingas de Guriri e de Grumari nenhuma das duas temperaturas ambientais explicou parte adicional na temperatura corpórea de *T. torquatus*, após retirado o efeito da outra variável ambiental (Tabela 2). Nas demais áreas, tanto T_s quanto T_a explicaram, conjuntamente, uma parte adicional da variação em T_c após retirado o efeito da outra variável ambiental incluída na análise (Tabela 2).

Variação interpopulacional na temperatura corpórea de *Tropidurus torquatus*

As populações de *T. torquatus* das 10 restingas estudadas diferiram significativamente quanto à temperatura corpórea (T_c) média em atividade medida no campo (Anova, $F_{9,528} = 21,800$, $p < 0,001$). A população de Praia das Neves, que teve a menor T_c média, diferiu das demais (Tabela 3). A população de Prado, cuja T_c média foi a segunda mais baixa, diferiu de todas, exceto de Setiba e de Grumari (Tabela 3), cujos valores médios de T_c foram muito próximos ao valor desta restinga (Tabela 1). A população da restinga de Setiba, cuja T_c média foi a terceira mais baixa, também diferiu da população de Massambaba (Tabela 3) a qual, junto com a população de Guriri, teve o mais alto valor médio de T_c (Tabela 1).

As áreas de restinga diferiram significativamente quanto às médias da temperatura do substrato (T_s) (Anova, $F_{9,489} = 23,170$, $p < 0,001$). A restinga de Praia das Neves, que teve o menor valor médio para T_s , diferiu das demais áreas (Tabela 4). Similarmente, a restinga de Massambaba, onde foi registrada a maior média de T_s , diferiu das áreas que tiveram os menores valores médios para T_s (Tabela 4). A restinga de Prado, onde a T_s média foi a segunda mais baixa, também diferiu das restingas de Trancoso e de Jurubatiba (Tabela 4), cujas médias de T_s estiveram entre as mais altas (Tabela 1). A restinga de Setiba, com a terceira menor média de T_s , também diferiu da restinga de Jurubatiba, que teve a segunda maior média de T_s (Tabela 4).

As médias da temperatura do ar no microhabitat (T_a) diferiram significativamente entre as

restingas estudadas (Anova, $F_{9,521} = 32,305$, $p < 0,001$), tendo sido registrado um número superior de diferenças entre pares de restingas para T_a do que para T_s . De forma geral, as restingas com as médias mais baixas (Praia das Neves, Setiba e Prado) e mais altas (Massambaba e Jurubatiba) para T_a (Tabela 1) diferiram de quase todas as outras áreas (Tabela 5). Restingas como Trancoso e Maricá, onde ocorreram médias de T_a com valores intermediários (Tabela 1), também tiveram diferenças significativas tanto em relação às restingas com as médias mais altas, quanto em relação àquelas com as menores médias de T_a (Tabela 5).

Após retirado o efeito conjunto das temperaturas do substrato e do ar sobre as temperaturas corpóreas das populações das 10 áreas de restinga estudadas, as diferenças existentes entre essas temperaturas corpóreas desapareceram para quase todas as populações (Anova, $F_{9,473} = 3,017$, $p < 0,01$), exceto para aquelas das restingas de Praia das Neves e Setiba, cujas temperaturas corpóreas continuaram sendo significativamente diferentes (Tabela 6).

Quando foi analisada a relação entre as temperaturas corpóreas médias em atividade das populações de *T. torquatus* com as médias da temperatura do substrato e com as médias da temperatura do ar de cada uma das 10 áreas de restinga, a relação foi positiva e altamente significativa em ambos os casos (Análise de Regressão, Substrato: $r^2 = 0,845$, $p < 0,001$; Ar: $r^2 = 0,766$, $p < 0,001$; $n = 10$) (Figuras 3 e 4).

Grau de termorregulação de *Tropidurus torquatus*

Os valores obtidos para ΔT_s foram sempre inferiores aos valores obtidos para ΔT_a em todas as restingas estudadas. As médias mais baixas de ΔT_s foram registradas para as restingas de Grumari ($2,6 \pm 1,8$, $n = 14$) e de Massambaba ($2,6 \pm 2,0$, $n = 45$) e a mais alta ocorreu em Maricá ($5,0 \pm 2,4$, $n = 30$) (Tabela 7). O ΔT_a médio variou entre $3,1 \pm 1,8$ ($n = 17$) para a restinga

de Grumari e $6,6 \pm 2,6$ ($n = 95$) para a restinga de Setiba (Tabela 8). A frequência de ocorrência de valores negativos, isto é, ocasiões em que a temperatura do corpo esteve abaixo das temperaturas do ambiente, foi maior para ΔT_s do que para ΔT_a . Todas as restingas tiveram valores negativos para ΔT_s (Tabela 7), mas para ΔT_a isso não foi observado em três delas (Tabela 8). A maior porcentagem de valores negativos para ΔT_s foi registrada para a restinga de Jurubatiba (31,4%) e a menor para Praia das Neves (1,6%). Em sete das 10 áreas de restinga a frequência de ocorrência de valores negativos para ΔT_s esteve acima de 10% (Tabela 7). Em relação a ΔT_a , a menor porcentagem de valores negativos ocorreu em Setiba (1,1%) e a maior em Grumari (11,8%), a única a apresentar valores negativos acima de 10% (Tabela 8).

As relações entre a porcentagem de valores negativos de ΔT_s e a temperatura média do substrato e a porcentagem de valores negativos de ΔT_a e a temperatura média do ar foram positivas e significativas (Análise de Regressão, Substrato: $r^2 = 0,860$, $p < 0,001$, $n = 10$; Ar: $r^2 = 0,624$, $p < 0,05$, $n = 07$) para as 10 populações estudadas (Figuras 5 e 6).

Os valores de ΔT_s diferiram significativamente entre as populações (Anova, $F_{9,478} = 3,787$, $p < 0,001$) de *T. torquatus*. A restinga de Massambaba, que teve o menor valor médio para ΔT_s , diferiu das populações de Praia das Neves (Teste de Tukey, $p < 0,001$), de Guriri (Teste de Tukey, $p < 0,05$), de Setiba e de Maricá (Teste de Tukey, $p < 0,01$), para as quais foram registradas as médias mais elevadas de ΔT_s (Tabela 7).

As populações também diferiram de modo significativo quanto aos valores de ΔT_a (Anova, $F_{9,510} = 8,075$, $p < 0,001$). A restinga de Setiba, que teve o maior valor médio de ΔT_a , diferiu das restingas de Grussaí (Teste de Tukey, $p < 0,05$), de Prado (Teste de Tukey, $p < 0,01$), de Grumari, de Jurubatiba e de Massambaba (Teste de Tukey, $p < 0,001$), cujos valores médios de ΔT_a foram os mais baixos (Tabela 8). A restinga cujo ΔT_a médio foi o mais baixo (Grumari)

também diferiu daquelas que tiveram as médias mais altas para ΔT_a (Teste de Tukey, Setiba: $p < 0,001$; Praia das Neves e Trancoso: $p < 0,01$; Guriri, Prado e Grumari: $p < 0,05$) (Tabela 8). As restingas de Jurubatiba e de Massambaba, que tiveram, respectivamente, a segunda e terceira médias mais baixas para ΔT_a , também diferiram das restingas de Praia das Neves (Teste de Tukey, $p < 0,05$), de Setiba (Teste de Tukey, $p < 0,001$) e de Trancoso (Teste de Tukey, $p < 0,01$), cujas médias de ΔT_a estiveram entre as mais altas registradas (Tabela 8).

Efeito do tamanho do corpo e do sexo na temperatura corpórea de *Tropidurus torquatus*

A temperatura corpórea (T_c) não esteve significativamente relacionada com o tamanho (CRC) e nem com a massa (M) dos lagartos em nenhuma das populações de *T. torquatus* de restinga estudadas (Tabela 9).

As temperaturas corpóreas médias em atividade de machos e fêmeas adultos de *T. torquatus* diferiram significativamente em duas populações (Praia das Neves e Trancoso), dentre as 10 estudadas, sendo maiores para os machos em oito delas (Tabela 10).

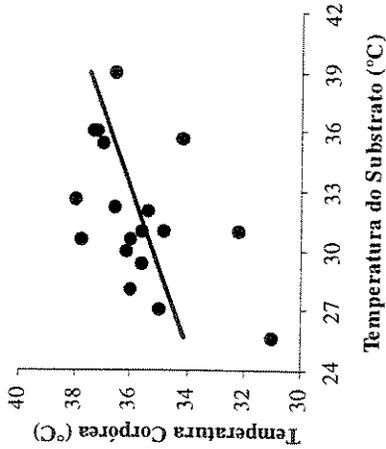
Tabela 1: Valores médios das temperaturas corpóreas (T_c), do substrato (T_s) e do ar (T_a), em °C, de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, representadas pela média \pm 1 desvio-padrão. Os valores abaixo da média indicam a amplitude e, entre parênteses, está indicado o tamanho da amostra.

População	T_c (°C)	T_s (°C)	T_a (°C)
Grussaí	35,8 \pm 1,7 31,0 – 38,0 (22)	31,7 \pm 3,4 25,6 – 39,0 (19)	31,1 \pm 1,8 27,4 – 34,4 (19)
Praia das Neves	30,8 \pm 4,5 23,8 – 37,8 (67)	26,2 \pm 3,2 21,6 – 35,4 (66)	25,4 \pm 3,1 20,0 – 39,0 (68)
Setiba	34,4 \pm 2,9 24,0 – 38,9 (95)	30,9 \pm 4,3 22,4 – 44,0 (98)	28,0 \pm 2,9 22 – 38,6 (98)
Guriri	36,2 \pm 1,5 33,0 – 38,6 (26)	32,2 \pm 4,3 27,2 – 42,4 (24)	30,1 \pm 2,6 26,2 – 35,8 (24)
Trancoso	35,5 \pm 1,8 30,6 – 39,0 (84)	32,1 \pm 3,4 26,0 – 39,0 (67)	29,9 \pm 2,6 25,4 – 39,0 (83)
Prado	33,2 \pm 3,0 26,8 – 38,8 (100)	29,8 \pm 3,1 25,0 – 42,8 (99)	28,1 \pm 2,8 24,0 – 37,4 (101)
Grumari	35,3 \pm 2,1 30,0 – 38,2 (19)	32,8 \pm 2,5 29,6 – 37,2 (14)	32,3 \pm 1,9 29,4 – 35,8 (17)
Jurubatiba	35,6 \pm 1,5 32,0 – 38,4 (42)	33,7 \pm 4,3 26,0 – 42,0 (35)	32,0 \pm 3,4 26,2 – 39,0 (37)
Maricá	35,2 \pm 2,3 28,8 – 38,4 (33)	31,4 \pm 4,6 25,4 – 44,4 (30)	29,8 \pm 3,0 25,0 – 35,8 (33)
Massambaba	36,2 \pm 2,3 28,0 – 39,4 (50)	35,1 \pm 3,9 27,0 – 44,2 (47)	32,4 \pm 3,2 25,0 – 38,8 (51)

Tabela 2: Sumário dos valores da estatística das relações entre a temperatura corpórea (T_c) e as temperaturas do substrato (T_s) e do ar (T_a) para *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtidas por Análise de Regressão simples e múltipla, onde são mostrados o tamanho da amostra entre parênteses e os valores de r^2 , de F e da probabilidade (p).

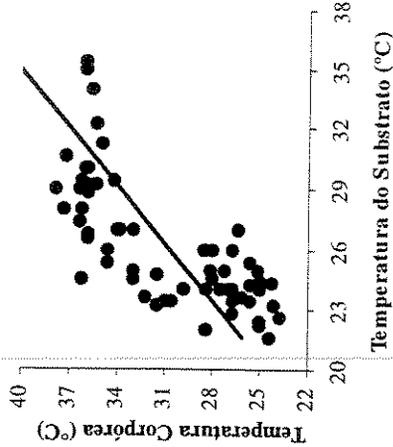
População	Relação $T_c - T_s$	Relação $T_c - T_a$	Relação $T_c - T_s + T_a$
Grussai	$r^2 = 0,237$ p < 0,05 (18)	$r^2 = 0,295$ p < 0,05 (17)	$r^2 = 0,709$ $F_{2,11} = 13,415$ p < 0,01 (14) $P_s < 0,05$ $P_a < 0,01$
Praia das Neves	$r^2 = 0,527$ p < 0,001 (64)	$r^2 = 0,418$ p < 0,001 (66)	$r^2 = 0,565$ $F_{2,61} = 39,563$ p < 0,001 (64) $P_s < 0,001$ $P_a < 0,05$
Setiba	$r^2 = 0,225$ p < 0,001 (95)	$r^2 = 0,287$ p < 0,001 (95)	$r^2 = 0,348$ $F_{2,92} = 24,600$ p < 0,001 (95) $P_s < 0,01$ $P_a < 0,001$
Guriri	$r^2 = 0,278$ p < 0,05 (23)	$r^2 = 0,396$ p < 0,01 (23)	$r^2 = 0,413$ $F_{2,19} = 6,694$ p < 0,01 (22) $P_s = 0,36$ $P_a = 0,07$
Trancoso	$r^2 = 0,075$ p < 0,05 (67)	$r^2 = 0,096$ p < 0,01 (83)	$r^2 = 0,164$ $F_{2,64} = 6,285$ p < 0,01 (67) $P_s = 0,37$ $P_a < 0,05$
Prado	$r^2 = 0,421$ p < 0,001 (98)	$r^2 = 0,434$ p < 0,001 (100)	$r^2 = 0,528$ $F_{2,95} = 53,077$ p < 0,001 (98) $P_s < 0,001$ $P_a < 0,001$
Grumari	$r^2 = 0,292$ p < 0,05 (14)	$r^2 = 0,241$ p < 0,05 (17)	$r^2 = 0,328$ $F_{2,11} = 2,688$ p = 0,112 (14) $P_s = 0,27$ $P_a = 0,46$
Jurubatiba	$r^2 = 0,166$ p < 0,05 (35)	$r^2 = 0,518$ p < 0,001 (37)	$r^2 = 0,562$ $F_{2,31} = 19,844$ p < 0,001 (34) $P_s = 0,06$ $P_a < 0,001$
Maricá	$r^2 = 0,184$ p < 0,05 (30)	$r^2 = 0,349$ p < 0,001 (33)	$r^2 = 0,353$ $F_{2,27} = 7,348$ p < 0,01 (30) $P_s = 0,74$ $P_a < 0,05$
Massambaba	$r^2 = 0,379$ p < 0,001 (45)	$r^2 = 0,439$ p < 0,001 (49)	$r^2 = 0,519$ $F_{2,42} = 22,630$ p < 0,001 (45) $P_s = 0,07$ $P_a < 0,01$

$T_c = 27,6 + 0,3 * T_s$



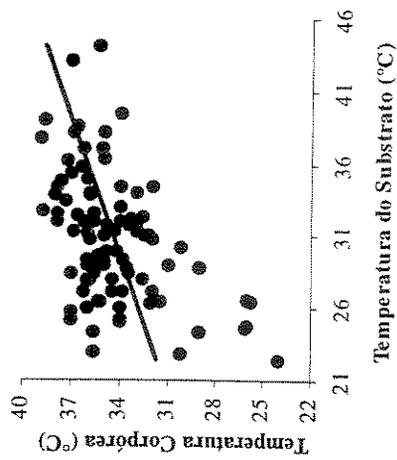
a) Grussaí

$T_c = 3,6 + 1,0 * T_s$



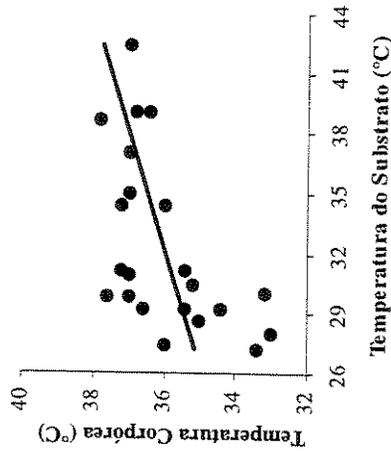
b) Praia das Neves

$T_c = 24,7 + 0,3 * T_s$



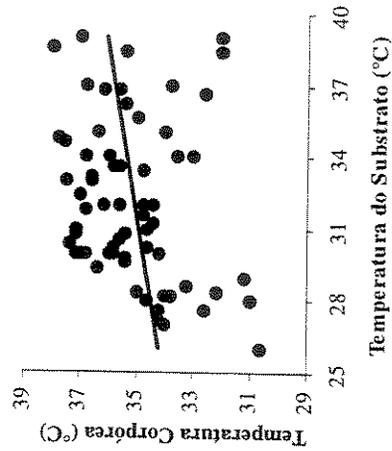
c) Setiba

$T_c = 30,5 + 0,2 * T_s$



d) Guriri

$T_c = 30,5 + 0,1 * T_s$



e) Trancoso

Figura 1a: Relação entre a temperatura corpórea (T_c) e a temperatura do substrato (T_s), ambas em °C, para as populações de *Tropidurus torquatus* das restingas de **a)** Grussaí ($r = 0,487$, $p < 0,05$, $n = 18$), **b)** Praia das Neves ($r = 0,726$, $p < 0,001$, $n = 64$), **c)** Setiba ($r = 0,475$, $p < 0,001$, $n = 95$), **d)** Guriri ($r = 0,527$, $p < 0,001$, $n = 23$) e **e)** Trancoso ($r = 0,275$, $p < 0,05$, $n = 67$).

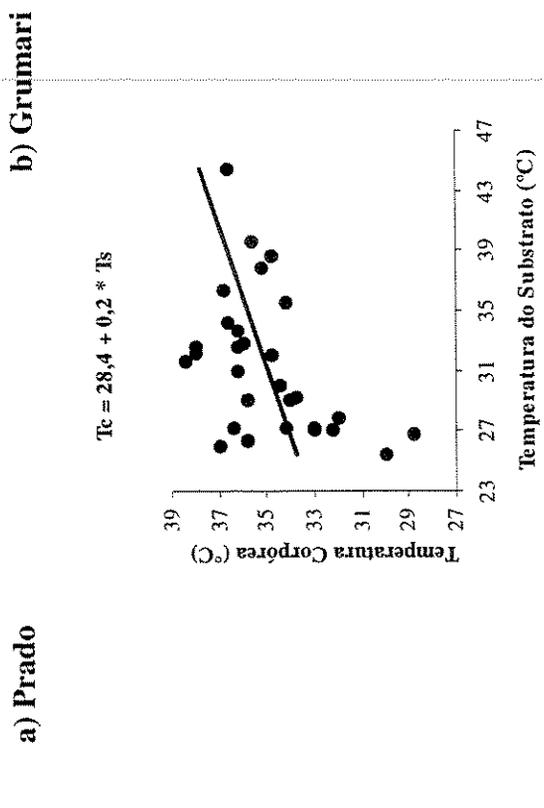
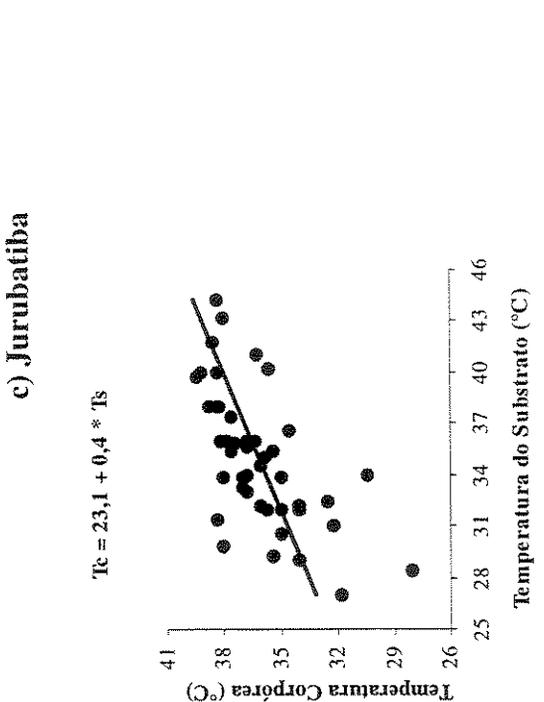
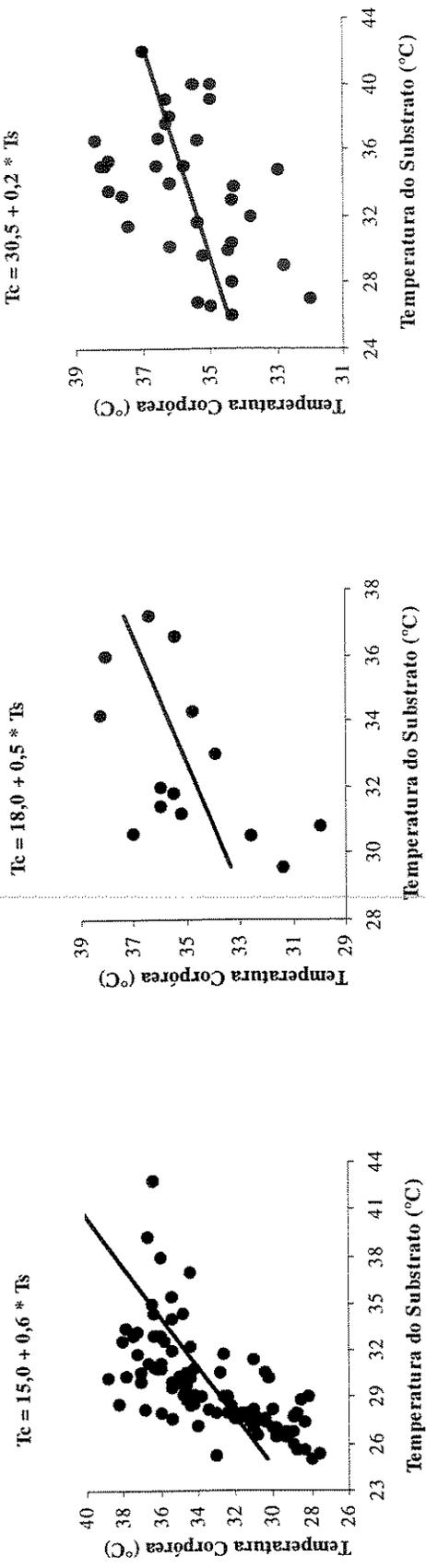
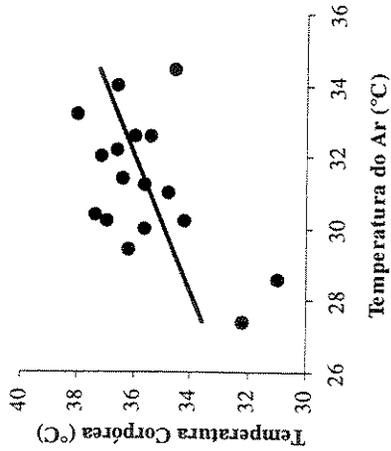


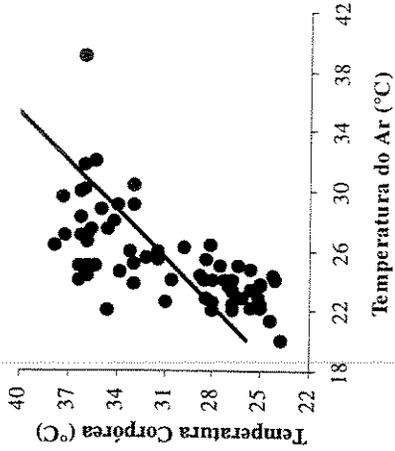
Figura 1b: Relação entre a temperatura corpórea (T_c) e a temperatura do substrato (T_s), ambas em $^{\circ}C$, para as populações de *Tropidurus torquatus* das restingas de **a)** Prado ($r = 0,649$, $p < 0,001$, $n = 98$), **b)** Grumari ($r = 0,540$, $p < 0,05$, $n = 14$), **c)** Jurubatiba ($r = 0,408$, $p < 0,05$, $n = 35$), **d)** Maricá ($r = 0,429$, $p < 0,05$, $n = 30$) e **e)** Massambaba ($r = 0,615$, $p < 0,001$, $n = 45$).

$T_c = 19,1 + 0,5 * T_a$



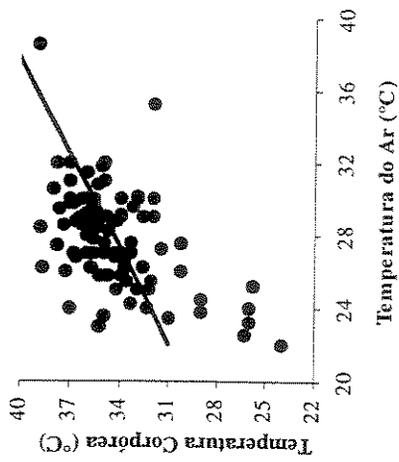
a) Grussaí

$T_c = 7,3 + 0,9 * T_a$



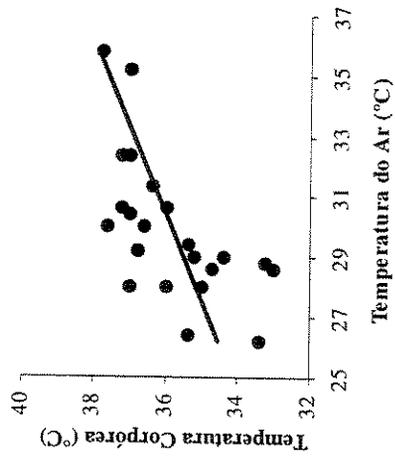
b) Praia das Neves

$T_c = 18,5 + 0,6 * T_a$



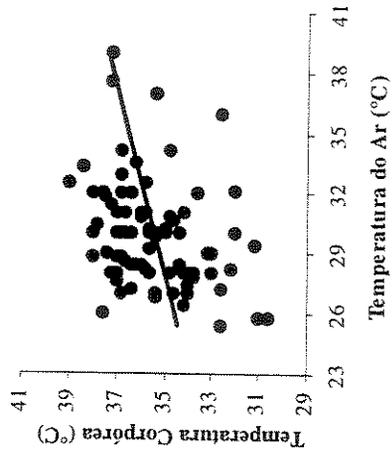
c) Setiba

$T_c = 25,5 + 0,4 * T_a$



d) Guriri

$T_c = 29,0 + 0,2 * T_a$



e) Trancoso

Figura 2a: Relação entre a temperatura corpórea (T_c) e a temperatura do ar (T_a), ambas em °C, para as populações de *Tropidurus torquatus* das restingas de **a)** Grussaí ($r = 0,543$, $p < 0,05$, $n = 17$), **b)** Praia das Neves ($r = 0,647$, $p < 0,001$, $n = 66$), **c)** Setiba ($r = 0,536$, $p < 0,001$, $n = 95$), **d)** Guriri ($r = 0,630$, $p < 0,01$, $n = 23$) e **e)** Trancoso ($r = 0,310$, $p < 0,01$, $n = 83$).

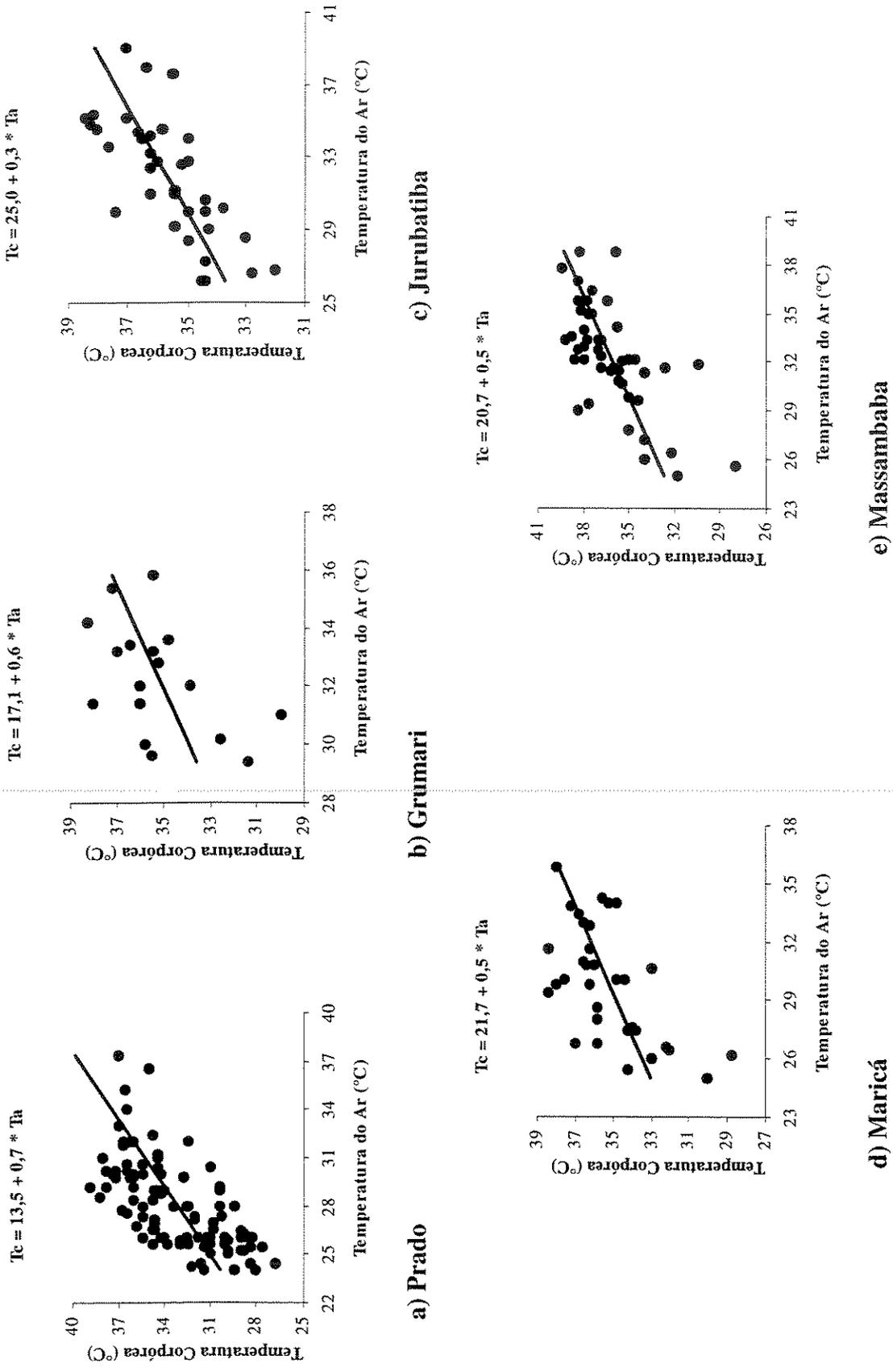


Figura 2b: Relação entre a temperatura corpórea (T_c) e a temperatura do ar (T_a), ambas em $^{\circ}C$, para as populações de *Tropidurus torquatus* das restingas de **a)** Prado ($r = 0,659$, $p < 0,001$, $n = 100$), **b)** Grumari ($r = 0,490$, $p < 0,05$, $n = 17$), **c)** Jurubatiba ($r = 0,720$, $p < 0,001$, $n = 37$), **d)** Maricá ($r = 0,591$, $p < 0,001$, $n = 33$) e **e)** Massambaba ($r = 0,663$, $p < 0,001$, $n = 49$).

Tabela 6: Resultados do Teste de Tukey (valores da probabilidade - p) para as estatísticas das diferenças entre as médias das temperaturas corpóreas (T_c) de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira após retirado o efeito conjunto das temperaturas ambientais sobre as temperaturas corpóreas. Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

	Grussaí	P. das	Setiba	Guriri	Trancoso	Prado	Grumari	Jurubatiba	Maricá	Massambaba
Grussaí	1,0									
P. das Neves	0,963	1,0								
Setiba	0,995	0,003	1,0							
Guriri	0,977	0,058	1,0	1,0						
Trancoso	1,0	0,310	0,936	0,926	1,0					
Prado	1,0	0,945	0,087	0,357	0,950	1,0				
Grumari	0,981	1,0	0,292	0,309	0,824	0,994	1,0			
Jurubatiba	1,0	0,998	0,367	0,480	0,977	1,0	0,999	1,0		
Maricá	1,0	0,286	1,0	0,999	1,0	0,856	0,687	0,902	1,0	
Massambaba	1,0	0,975	0,402	0,547	0,992	1,0	0,995	1,0	0,945	1,0

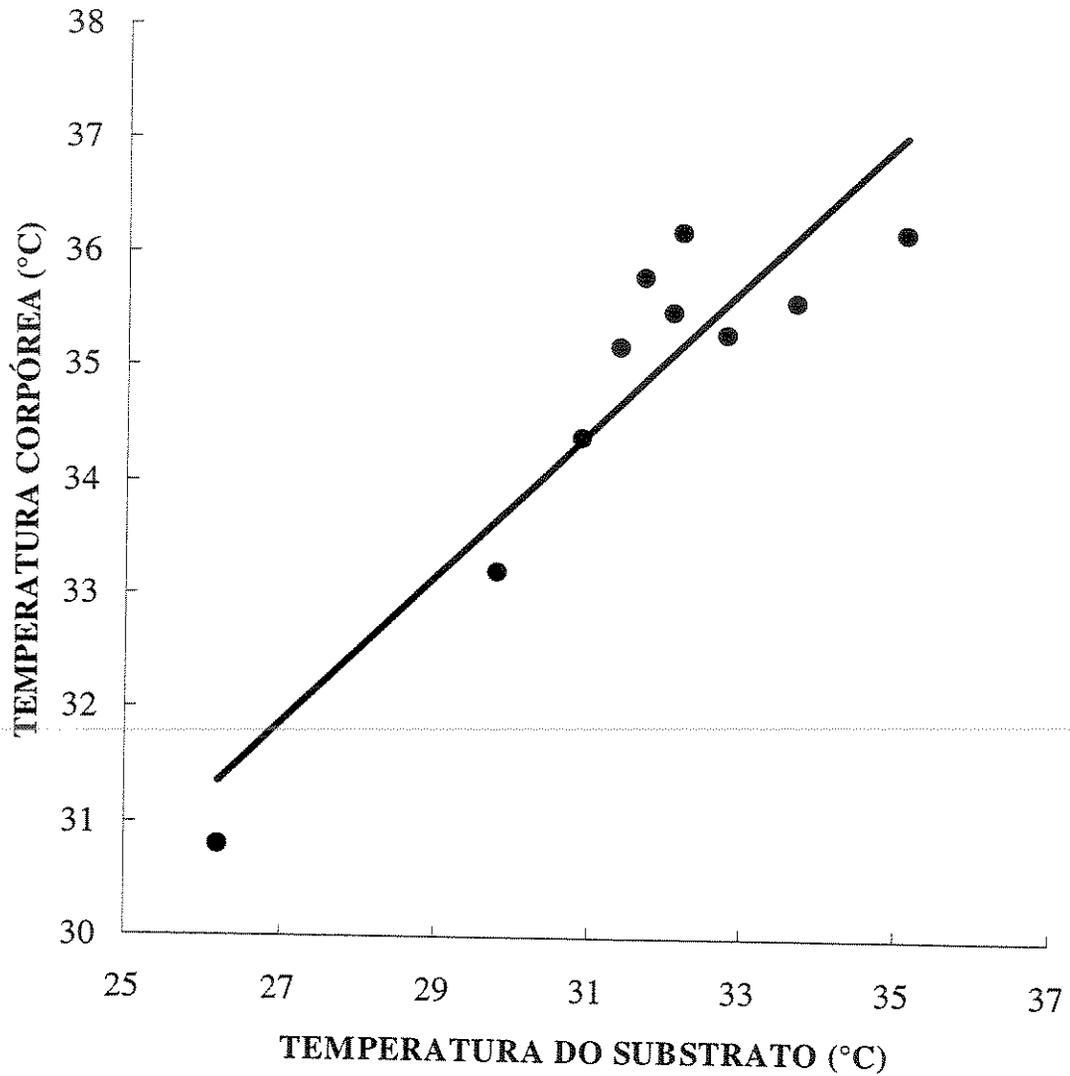


Figura 3: Relação entre a temperatura corpórea média em atividade (em °C) e a temperatura média do substrato (em °C) ($r = 0,919$, $p < 0,001$, $n = 10$; $T_c = 14,5 + 0,6 * T_s$) para *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a uma população.

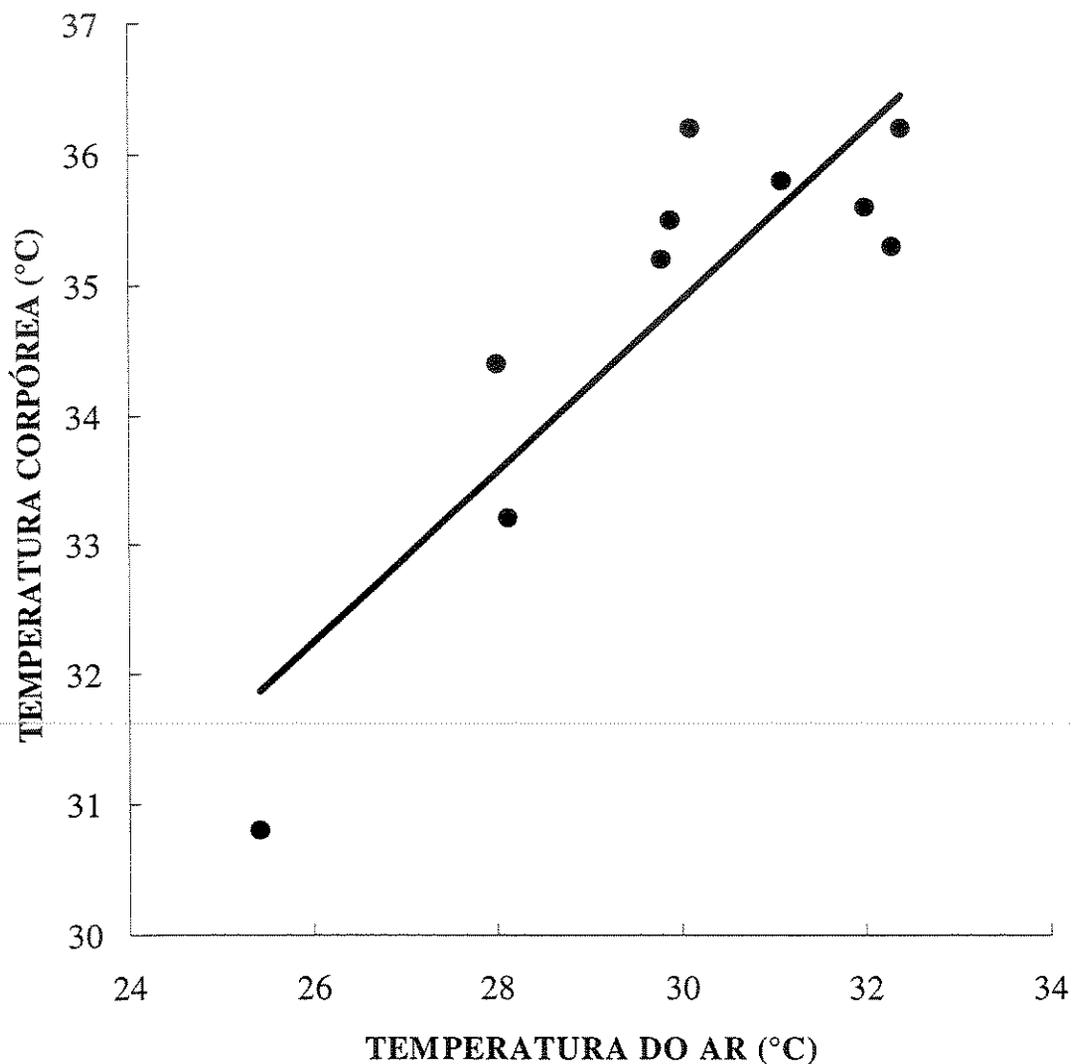


Figura 4: Relação entre a temperatura corpórea média em atividade (em °C) e a temperatura média do ar (em °C) ($r = 0,875$, $p < 0,001$, $n = 10$; $T_c = 15,2 + 0,7 * T_a$) para *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a uma população.

Tabela 7: Valores médios da diferença entre a temperatura corpórea dos lagartos e a temperatura do substrato (ΔT_s , em °C), representados pela média \pm 1 desvio-padrão, amplitude dos valores (em módulo) e porcentagem (%) de valores negativos dessa diferença para *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira. O tamanho da amostra está entre parênteses.

População	ΔT_s (°C)	Amplitude	% Valores Negativos
Grussaí	4,3 \pm 2,4 (18)	1,2 – 8,0	11,1
Praia das Neves	4,8 \pm 3,1 (63)	0,0 – 11,6	1,6
Setiba	4,4 \pm 3,1 (95)	0,0 – 12,6	15,8
Guriri	4,7 \pm 2,4 (23)	1,8 – 9,0	17,4
Trancoso	4,0 \pm 2,1 (67)	0,2 – 7,2	22,4
Prado	3,9 \pm 2,0 (98)	0,0 – 9,6	8,2
Grumari	2,6 \pm 1,8 (14)	0,5 – 6,4	21,4
Jurubatiba	3,7 \pm 2,2 (35)	0,2 – 8,6	31,4
Maricá	5,0 \pm 2,4 (30)	0,4 – 11,0	16,7
Massambaba	2,6 \pm 2,0 (45)	0,0 – 8,2	24,4

Tabela 8: Valores médios da diferença entre a temperatura corpórea dos lagartos e a temperatura do ar (ΔT_a , em °C), representados pela média \pm 1 desvio-padrão, amplitude dos valores (em módulo) e porcentagem (%) de valores negativos dessa diferença para *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira. O tamanho da amostra está entre parênteses.

População	ΔT_a (°C)	Amplitude	% Valores Negativos
Grussaí	4,4 \pm 1,8 (17)	0,2 – 7,0	0
Praia das Neves	5,6 \pm 3,3 (66)	0,1 – 12,6	3,0
Setiba	6,6 \pm 2,6 (95)	0,3 – 13,0	1,1
Guriri	5,8 \pm 2,0 (23)	1,8 – 9,0	0
Trancoso	5,7 \pm 2,3 (83)	0,2 – 11,6	6,0
Prado	5,2 \pm 2,3 (100)	0,4 – 9,6	2,0
Grumari	3,1 \pm 1,8 (17)	0,4 – 6,6	11,8
Jurubatiba	4,0 \pm 1,9 (37)	1,0 – 8,3	8,1
Maricá	5,4 \pm 2,4 (33)	0,8 – 10,2	0
Massambaba	4,0 \pm 2,1 (49)	0,5 – 9,4	6,1

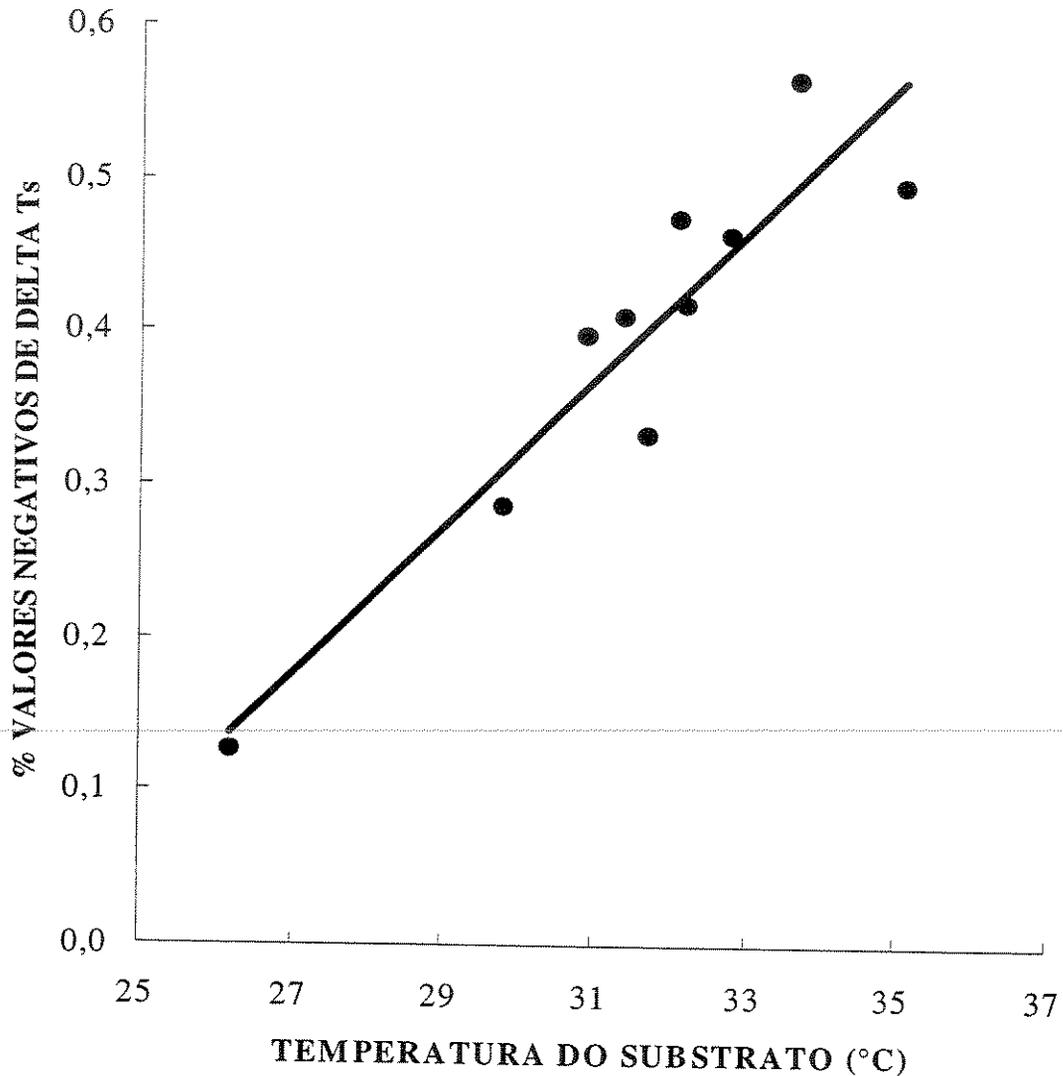


Figura 5: Relação entre a porcentagem de valores negativos de ΔT_s (transformada em raiz do arco-seno) e a temperatura média do substrato (em °C) ($r = 0,928$, $p < 0,001$, $n = 10$; $\%VALNEG = -1,1 + 0,5 * T_s$) para *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a uma população.

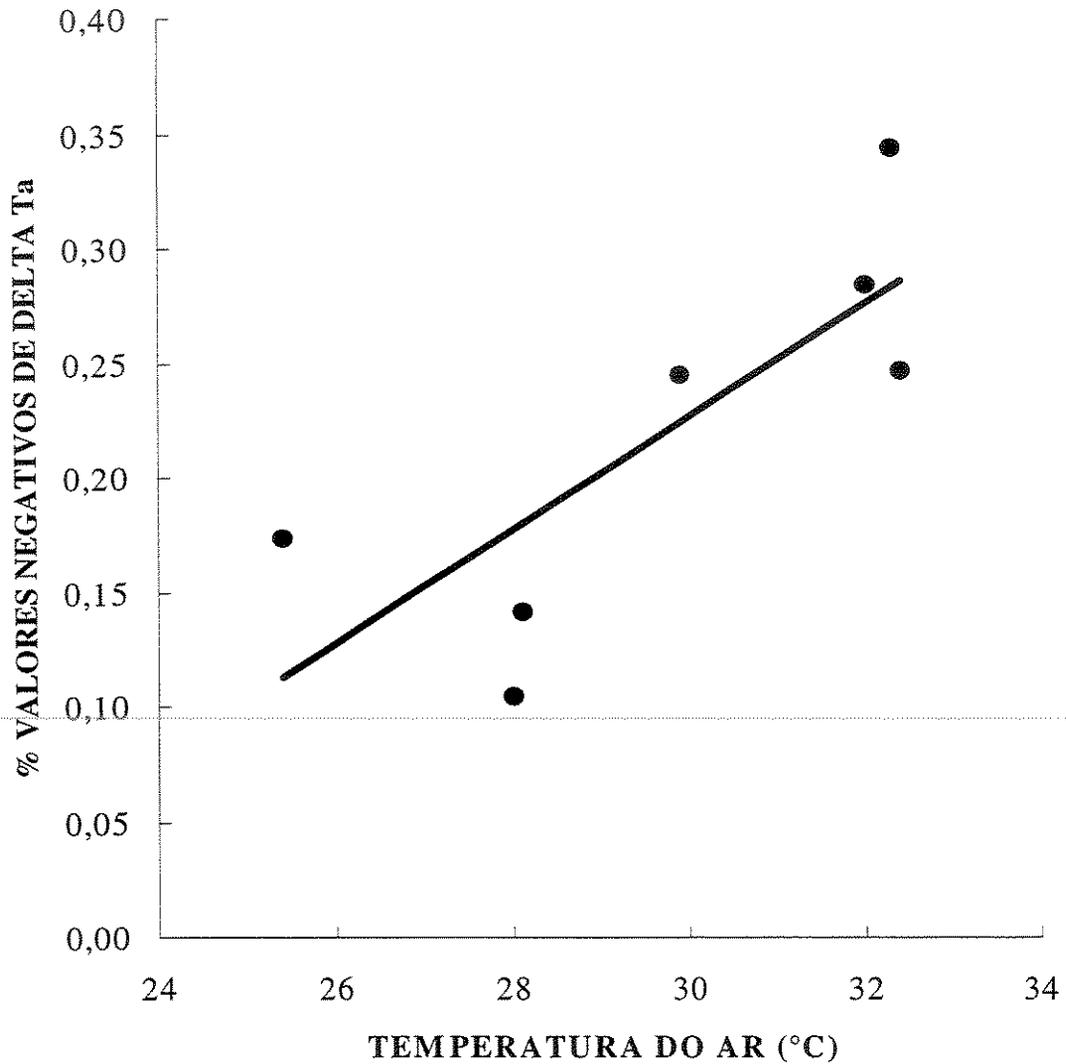


Figura 6: Relação entre a porcentagem de valores negativos de ΔT_a (transformada em raiz do arcoseno) e a temperatura média do ar (em °C) ($r = 0,790$, $p < 0,05$, $n = 07$; $\%VALNEG = -0,5 + 0,03 * T_a$) para *Tropidurus torquatus* em sete áreas de restinga na costa sudeste sudeste e sul-nordeste brasileira, onde cada ponto corresponde a uma população.

Tabela 9: Sumário dos valores da estatística das relações entre a temperatura corpórea (T_c) e as medidas de tamanho corpóreo (CRC) e massa dos indivíduos de *Tropidurus torquatus* em 10 áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtidas por Análise de Regressão simples, onde são mostrados o tamanho da amostra entre parênteses e os valores de r^2 e da probabilidade (p).

População	T_c x CRC		T_c X Massa	
Grussaí (24)	$r^2 = 0,086$	$p = 0,165$	$r^2 = 0,147$	$p = 0,064$
Praia das Neves (65)	$r^2 = 0,010$	$p = 0,434$	$r^2 = 0,019$	$p = 0,268$
Setiba (94)	$r^2 = 0,008$	$p = 0,385$	$r^2 = 0,008$	$p = 0,395$
Guriri (26)	$r^2 = 0,109$	$p = 0,099$	$r^2 = 0,050$	$p = 0,283$
Trancoso (84)	$r^2 = 0,028$	$p = 0,126$	$r^2 = 0,022$	$p = 0,182$
Prado (99)	$r^2 = 0,0$	$p = 0,899$	$r^2 = 0,0$	$p = 0,872$
Grumari (19)	$r^2 = 0,155$	$p = 0,096$	$r^2 = 0,145$	$p = 0,108$
Jurubatiba (42)	$r^2 = 0,0$	$p = 0,975$	$r^2 = 0,001$	$p = 0,843$
Maricá (32)	$r^2 = 0,037$	$p = 0,294$	$r^2 = 0,029$	$p = 0,349$
Massambaba (56)	$r^2 = 0,003$	$p = 0,688$	$r^2 = 0,004$	$p = 0,667$

Tabela 10: Sumário dos valores da estatística da diferença entre as temperaturas corpóreas médias (T_c , em °C) de machos e fêmeas adultos de *Tropidurus torquatus* para as 10 populações de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtida por Análise de Variância (Anova) para um fator, onde são mostrados os valores de F e da probabilidade (p). As temperaturas corpóreas estão representadas pela média \pm 1 desvio-padrão e o tamanho da amostra está entre parênteses. Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

População	T_c - Machos (°C)	T_c - Fêmeas (°C)	Valores da Estatística	
Grussaí	36,7 \pm 1,2 (11)	36,0 \pm 1,4 (09)	$F_{1,18} = 1,364$	$p = 0,258$
Praia das Neves	32,6 \pm 4,5 (27)	29,4 \pm 4,1 (36)	$F_{1,61} = 8,802$	$p < 0,01$
Setiba	34,8 \pm 2,8 (25)	33,9 \pm 3,2 (53)	$F_{1,76} = 1,591$	$p = 0,211$
Guriri	36,3 \pm 1,5 (13)	36,2 \pm 1,4 (11)	$F_{1,22} = 0,032$	$p = 0,860$
Trancoso	36,0 \pm 1,7 (26)	34,9 \pm 2,0 (23)	$F_{1,47} = 4,370$	$p < 0,05$
Prado	33,9 \pm 3,2 (38)	32,5 \pm 3,0 (35)	$F_{1,71} = 3,277$	$p = 0,074$
Grumari	36,1 \pm 1,0 (09)	34,9 \pm 3,1 (07)	$F_{1,13} = 1,116$	$p = 0,310$
Jurubatiba	35,5 \pm 1,3 (12)	35,6 \pm 1,6 (24)	$F_{1,34} = 0,018$	$p = 0,893$
Maricá	35,0 \pm 2,2 (11)	35,7 \pm 1,9 (15)	$F_{1,24} = 0,799$	$p = 0,380$
Massambaba	36,7 \pm 1,9 (19)	35,8 \pm 2,2 (15)	$F_{1,32} = 1,492$	$p = 0,231$

DISCUSSÃO

Temperatura corpórea em atividade de *Tropidurus torquatus* em restinga

As temperaturas corpóreas médias em atividade das 10 populações de *Tropidurus torquatus* de restinga estudadas variaram entre 30,8 e 36,2°C. Das 10 populações analisadas, oito apresentaram médias de temperatura corpórea entre 34,4 e 36,2°C, sendo cinco delas na faixa dos 35°C. Portanto, as temperaturas corpóreas obtidas neste estudo são compatíveis com aquelas registradas em outros estudos com *T. torquatus* em áreas de restinga (Bergallo & Rocha, 1993; Teixeira-Filho *et al.*, 1996; Gandolfi & Rocha, 1998; Hatano *et al.*, 2001).

Em uma mesma área, a temperatura corpórea média em atividade de uma determinada população pode sofrer variação em resposta ao ambiente térmico local. Na restinga de Linhares (ES), em dois anos distintos, ambos os casos durante a estação seca, as temperaturas corpóreas médias em atividade registradas para a população de *T. torquatus* foram de 34,0°C (Gandolfi & Rocha, 1998) e de 35,6°C (Bergallo & Rocha, 1993). Em Barra de Maricá (RJ), *T. torquatus* teve temperaturas corpóreas médias entre 33,9 e 36,5°C ao longo do ano, com média de 35,3°C (Teixeira-Filho *et al.*, 1996), o mesmo valor médio registrado neste estudo para essa área (35,2°C). Em outro estudo, realizado na restinga de Jurubatiba (RJ) durante a estação úmida, a temperatura corpórea média da população de *T. torquatus* foi de 34,8°C (Hatano *et al.*, 2001), enquanto no presente estudo a temperatura corpórea média obtida para essa área, na mesma estação do ano, foi de 35,6°C.

Os dados obtidos neste estudo e aqueles disponíveis em literatura mostram que, embora ocorra uma variação na temperatura corpórea média em atividade das várias populações de *T. torquatus* de restinga, existe uma tendência para que a temperatura corpórea média da espécie seja mantida entre 34 e 36°C.

Fontes ambientais de calor e sua importância na temperatura corpórea de *T. torquatus*

Em todas as áreas de restinga estudadas as temperaturas corpóreas dos lagartos estavam significativamente relacionadas com as temperaturas ambientais, indicando que as fontes de calor do ambiente (calor do substrato e do ar) possuem um papel importante na termorregulação de *T. torquatus*, independente da população em questão. Essa relação entre a temperatura corpórea e as fontes de calor ambientais tem sido demonstrada para várias espécies de lagartos em diferentes regiões (ver revisões em Huey & Slatkin, 1976; Avery, 1982; Rocha, 1994, 2000).

Embora as temperaturas do substrato e do ar tenham atuado conjuntamente na regulação da temperatura corpórea dessas populações de *T. torquatus*, a temperatura do ar explicou uma porção maior da variação na temperatura corpórea dos lagartos (10% a 52%) em oito das 10 áreas estudadas (exceto em Praia das Neves e Grumari). Em quatro dessas oito restingas (Trancoso, Jurubatiba, Maricá e Massambaba) a temperatura do ar também explicou uma variação adicional na temperatura corpórea dos indivíduos, após ter sido retirado o efeito da temperatura do substrato, indicando que a utilização do ar como fonte de calor parece predominar nessas populações durante a estação úmida.

A utilização da radiação solar direta como fonte de calor para a termorregulação foi demonstrada para várias espécies de lagartos (Avery, 1982; Rocha & Bergallo, 1990; Martín *et al.*, 1995; Rocha, 1995; Gandolfi & Rocha, 1998; Bawens *et al.*, 1999), inclusive para a população de *T. torquatus* da restinga de Maricá, em um estudo anterior (Teixeira-Filho *et al.*, 1996). É provável que os indivíduos de *T. torquatus* das populações de restinga do presente estudo também utilizem essa fonte de calor para a regulação de sua temperatura corpórea, uma vez que foram freqüentemente observados sob o sol durante seu período de atividade, principalmente no início da manhã, quando a temperatura ambiental ainda era baixa e os substratos utilizados (*e.g.* areia, folhiço, cupinzeiro e vegetação) estavam frios.

Os resultados do presente estudo são semelhantes aos obtidos para as populações de *T. torquatus* de Barra de Maricá (RJ) (Teixeira-Filho *et al.*, 1996) e de Jurubatiba (RJ) (Hatano *et al.*, 2001), em que a temperatura do ar explicou uma porção maior da variação na temperatura corpórea dos lagartos. No entanto, diferem daqueles obtidos para a população de Linhares (ES) (Bergallo & Rocha, 1993) e para as outras espécies do gênero *Tropidurus* (Van Sluys, 1992; Vitt, 1993, 1995), para as quais a temperatura do substrato foi mais importante na regulação da temperatura corpórea dos lagartos. Isto está de acordo com a idéia de que a importância relativa das fontes de calor que atuam conjuntamente para determinar a temperatura corpórea dos lagartos pode variar, dependendo das condições do ambiente térmico local (Cowles & Bogert, 1944; Bogert, 1949, 1959; Brattstrom, 1965; Huey & Slatkin, 1976). Além disso, variações sazonais no ambiente térmico ao qual uma determinada população está submetida também podem afetar a temperatura corpórea em atividade (Huey & Slatkin, 1976; Huey, 1982). O estudo da restinga de Linhares foi realizado durante a estação seca (temperaturas do ar entre 15 e 27°C) e os dados deste estudo foram coletados na estação úmida (temperaturas do ar entre 20 e 39°C), indicando que essas diferenças podem ocorrer devido a variações sazonais no ambiente, que se refletem em diferenças relacionadas à termorregulação. Variações sazonais na termorregulação foram registradas anteriormente para a população de *T. torquatus* de Barra de Maricá (Teixeira-Filho *et al.*, 1996) e para outras espécies de lagartos (Van Sluys, 1992; Magnusson, 1993; Smith & Ballinger, 1994; Rocha, 1995; Vrcibradic, 2001).

Os lagartos das populações de *T. torquatus* estudadas estiveram ativos sob diferentes temperaturas ambientais (grande amplitude de variação), podendo ser considerados euritérmicos (Huey & Slatkin, 1976), assim como já foi constatado para as populações coespecíficas de Barra de Maricá (Teixeira-Filho *et al.*, 1996) e de Jurubatiba (Hatano *et al.*, 2001), e para *T. itambere* (Van Sluys, 1992).

Conservatividade intraespecífica na temperatura corpórea em *Tropidurus torquatus*

Os dados indicam que as temperaturas corpóreas das populações de *T. torquatus* de restinga estudadas são as expressões locais das temperaturas ambientais encontradas naquele momento em cada uma dessas áreas. Quando retirado o efeito das temperaturas ambientais sobre as temperaturas corpóreas dos lagartos, as diferenças entre as temperaturas corpóreas das populações, de forma geral, desapareceram. Em outras palavras, isto significa que as temperaturas corpóreas de *T. torquatus* tendem a permanecer constantes ao longo de sua distribuição geográfica e as aparentes diferenças nas temperaturas se devem ao ajuste de cada população ao ambiente térmico local de cada restinga. O fato de que as diferenças nas temperaturas corpóreas permaneceram apenas para as restingas de Praia das Neves e Setiba pode ter sido resultado das baixas temperaturas ambientais que ocorreram em Praia das Neves durante o período de amostragem na área. Na restinga de Praia das Neves os dados foram coletados durante dias nublados e com elevada quantidade de chuva ao longo de todo o dia, o que resultou em temperaturas ambientais muito baixas, cujo valor médio (30,8°C) foi o menor dentre as populações estudadas. Isto certamente influenciou as temperaturas corpóreas dos lagartos dessa população.

A alta intensidade de chuva que ocorreu na região da restinga de Praia das Neves durante as coletas, em conjunto com outras características climáticas locais tais como ventos fortes (fator não tratado no presente estudo), podem ter influenciado a manutenção das baixas temperaturas corpóreas dos lagartos nessa área. Intensidade de ventos e outras variáveis climáticas podem ser importantes para afetar localmente a temperatura corpórea de lagartos. As populações de três espécies de *Liolaemus* que habitam a costa do Chile tiveram temperaturas corpóreas médias significativamente mais baixas do que as populações coespecíficas do interior, aparentemente como consequência de ventos constantes e temperaturas ambientais mais amenas, típicos dessa

região costeira (Fuentes & Jáksic, 1979).

A inexistência de diferenças significativas entre as temperaturas corpóreas das populações de *T. torquatus* estudadas, após retirado o efeito das temperaturas ambientais sobre elas, indica uma conservatividade intraespecífica nas temperaturas corpóreas, conforme postulado por Bogert (1949). Essas populações, embora se ajustem ao ambiente térmico local, mostram uma tendência à uniformidade dos processos ecofisiológicos, mesmo sob a influência de alterações nas variáveis climáticas ao longo de sua distribuição geográfica. Assim, as temperaturas corpóreas dos lagartos são influenciadas pelas temperaturas ambientais locais, mas permanecem dentro de uma faixa de temperaturas ótimas, característica da espécie e determinada ao longo de sua história evolutiva.

Os resultados deste estudo permitem inferir que a conservatividade filogenética nas temperaturas corpóreas possa ser comum às demais espécies de *Tropidurus*, como ocorre para várias espécies de lagartos em diferentes famílias (Huey, 1982; Crowley, 1985; Van Damme *et al.*, 1990; Andrews, 1998; Vrcibradic, 2001), embora existam exceções nos gêneros *Anolis* (Huey & Slatkin, 1976; Huey, 1982 e referências incluídas) e *Liolaemus* (Jáksic & Schwenk, 1983).

Alguns estudos, por outro lado, mostraram que as temperaturas corpóreas médias diferem entre as populações de certas espécies de lagartos encontradas em regiões geográficas com características ambientais distintas e concluíram que a hipótese de conservatividade filogenética não se aplica nesses casos (Pianka, 1970; Arad *et al.*, 1989; Smith & Ballinger, 1994; Vitt & Colli, 1994). No entanto, em apenas um deles (Vitt & Colli, 1994) os autores testaram e verificaram que as diferenças entre as temperaturas corpóreas das populações permanecem após retirado o efeito das temperaturas ambientais sobre elas. Desse modo, não é possível afirmar se realmente há inexistência de conservatividade filogenética nessas espécies, sem antes considerar a influência dos fatores ambientais sobre as temperaturas corpóreas.

***Tropidurus torquatus*: termorregulador primariamente ativo ou passivo?**

Os dados de ΔT_s e de ΔT_a obtidos neste estudo para as populações costeiras de *T. torquatus* indicam a ocorrência de termorregulação primariamente ativa em diferentes intensidades para várias dessas populações. Os valores médios de ΔT_s foram menores do que os registrados para ΔT_a , sugerindo uma termoconformação maior em relação à temperatura do substrato, embora as médias de ΔT_s e ΔT_a tenham sido bastante semelhantes em cerca de metade das populações. Por outro lado, a porcentagem de valores negativos foi, comparativamente, mais elevada para ΔT_s (exceto em Praia das Neves), indicando que os lagartos termorregulam mais ativamente em relação à temperatura do substrato. O maior grau de termoconformação em relação à temperatura do ar parece ter sido a tendência mais comum para a maioria das populações de *T. torquatus*, o que está de acordo com o fato de que a temperatura do ar teve uma influência maior sobre a temperatura corpórea dos lagartos para a maioria dessas populações. Além disso, é importante considerar que o grau de termorregulação primariamente ativa ou passiva em relação às temperaturas do substrato e do ar pode variar em função das diferenças na importância relativa dessas fontes de calor utilizadas.

A eficiência de termorregulação dos lagartos variou entre as populações de *T. torquatus* estudadas, de acordo com as temperaturas ambientais locais às quais cada uma estava submetida. À medida em que as temperaturas do ambiente aumentam, os lagartos tendem a termorregular mais ativamente, utilizando principalmente mecanismos comportamentais, a fim de manter suas temperaturas corpóreas abaixo de um determinado limiar e evitar um aquecimento excessivo. Por outro lado, os indivíduos das populações que estão sujeitas às temperaturas ambientais locais mais baixas tendem a ser termorreguladores primariamente passivos porque não dispõem de fontes de calor adequadas para uma regulação mais eficiente da temperatura corpórea.

Dentre as restingas estudadas, a termorregulação ativa foi exercida principalmente pelos lagartos das populações de Grumari, Jurubatiba e Massambaba. Para a população de Praia das Neves foram registrados os maiores valores médios de ΔT_s e ΔT_a e a menor porcentagem de valores negativos para estas variáveis, indicando uma termorregulação passiva. Isso provavelmente resultou das baixas temperaturas ambientais registradas na área (dias nublados e chuvosos) durante as amostragens.

Embora não tenha sido realizado um estudo específico sobre o comportamento termorregulatório dos lagartos, as observações ocasionais realizadas no campo durante as coletas sugerem que os indivíduos de *T. torquatus* regulem a temperatura corpórea através dos mesmos tipos de mecanismos comportamentais utilizados por outras espécies de lagartos (Brattstrom, 1965; Spellerberg, 1972; Rocha & Bergallo, 1990; Carrascal *et al.*, 1992; Van Sluys, 1992; Smith & Ballinger, 1994; Diaz *et al.*, 1996; Grover, 1996; Vitt *et al.*, 1996, 1997; Gandolfi & Rocha, 1998; Kiefer, 1998). Ao longo do período de atividade foram observados comportamentos como a modificação da postura corporal em relação aos raios solares para aumentar ou diminuir a área exposta à radiação, a alternância entre locais insolados e sombreados e o aumento ou a diminuição do grau de achatamento do corpo em relação ao substrato.

A amplitude de variação dos valores médios de ΔT_a obtidos para *T. torquatus* nas populações estudadas foi maior do que os valores obtidos para as duas espécies de *Mabuya* (*M. agilis* e *M. macrorhyncha*) simpátricas (Vrcibradic, 2001), confirmando a tendência constatada para algumas populações de *T. torquatus* a termorregular mais ativamente, quando necessário. Infelizmente, a ausência desse tipo de análise para as outras espécies de *Tropidurus* dificulta a realização de comparações e chama a atenção para a necessidade de estudos como esse, que ajudam a entender a plasticidade comportamental das espécies de lagartos na regulação de suas

temperaturas corpóreas.

Temperatura corpórea de *T. torquatus* e relação com outras espécies de tropidurídeos

As temperaturas corpóreas obtidas para as populações de *T. torquatus* deste estudo foram compatíveis com as de outras espécies de tropidurídeos (e.g. *Tropidurus oreadicus*: 35,8°C - Rocha & Bergallo, 1990 e 32,9°C - Vitt, 1993; *Plica plica*: 30,7°C - Vitt, 1991; *T. itambere*: 34,1°C - Van Sluys, 1992; *T. melanopleurus*: 33,1 e 31,6°C - Pérez-Mellado & De la Riva, 1993; *T. gr. oreadicus*: 35,7 e 36,2°C - Vitt, 1993; *T. spinulosus*: 30,3°C - Martori & A ún, 1994 e 34,2°C - Cruz, 1998; *T. hispidus* e *T. semitaeniatus*: 35,9 e 37,1°C, respectivamente - Vitt, 1995; *Uracentron flaviceps*: 31,2°C - Vitt & Zani, 1996a; *T. hispidus*: 34,1°C - Vitt *et al.*, 1996; *T. etheridgei*: 35,8°C - Cruz *et al.*, 1998; *T. montanus*: 34,7°C - Kiefer, 1998 e *Eurolophosaurus nanuzae*: 34,1°C - Kiefer, dados não publicados). A menor temperatura corpórea média em atividade registrada para o grupo foi de 26,6°C para *U. superciliosum* na floresta Amazônica (Howland *et al.*, 1990) e a maior foi de 37,1°C para *T. semitaeniatus* em uma área de caatinga em Pernambuco (Vitt, 1995). Essa amplitude nos valores de temperatura corpórea média dos Tropidurinae ocorre porque as espécies de interior de floresta, principalmente floresta amazônica, dispõem de menor quantidade de fontes térmicas para a regulação de suas temperaturas corpóreas, resultando em temperaturas comparativamente mais baixas (Howland *et al.*, 1990; Vitt, 1991; Pérez-Mellado & De la Riva, 1993; Vitt & Zani, 1996a; Vitt *et al.*, 1997). Por outro lado, para as espécies de áreas abertas (caatinga, cerrado e enclaves rochosos no interior da floresta amazônica) há um considerável aumento da quantidade de fontes térmicas e, como resultado, as temperaturas corpóreas tendem a ser, comparativamente, mais altas (Rocha & Bergallo, 1990; Van Sluys, 1992; Vitt, 1993, 1995; Vitt *et al.*, 1996; Cruz, 1998; Kiefer, 1998 e dados não publicados) (Figura 7).

Apesar dessa amplitude, a maior parte das temperaturas corpóreas médias em atividade registradas para os tropidurídeos e, principalmente, para as espécies do gênero *Tropidurus*, está situada entre 34 e 36°C (Rocha & Bergallo, 1990; Van Sluys, 1992; Vitt, 1993, 1995; Vitt *et al.*, 1996; Cruz, 1998; Kiefer, 1998 e dados não publicados), apontando para uma faixa favorável à realização das diferentes funções metabólicas das espécies. Contudo, a maioria dos dados de temperatura corpórea provém de espécies de Tropidurinae que ocorrem em áreas abertas (Rodrigues, 1987; Ávila-Pires, 1995), sendo poucos os estudos que enfocam as espécies de floresta e que poderiam tornar mais claras estas supostas diferenças.

Desse modo, o presente estudo aponta para a importância da realização de outros estudos que analisem a ecologia térmica de populações coespecíficas ao longo de sua distribuição geográfica. Isso auxiliará na compreensão dos processos através dos quais essas espécies regulam suas temperaturas corpóreas em diferentes tipos de ambientes e regimes climáticos e permitirá entender até que ponto as temperaturas dos indivíduos refletem os ambientes térmicos locais aos quais estão submetidos naquele momento ou o quanto essas temperaturas estão relacionadas à história evolutiva (filogenia) da espécie.

Tamanho, sexo e temperatura corpórea de *Tropidurus torquatus*

A temperatura corpórea em atividade de *T. torquatus* das populações de restinga estudadas não foi influenciada pelo tamanho e nem pela massa corpórea dos indivíduos, de modo semelhante ao que tem sido observado para algumas espécies de lagartos de diferentes famílias (Smith & Ballinger, 1994; Rocha & Vrcibradic, 1996; Vrcibradic & Rocha, 1998).

A existência de diferenças nas temperaturas corpóreas médias de machos e fêmeas adultos de *T. torquatus* constatada neste estudo para as populações de Praia das Neves e Trancoso precisa ser melhor investigada, uma vez que a tendência comum à maioria das espécies de lagartos

estudadas é a de não haver diferenças sexuais na temperatura corpórea em atividade (*e.g.* Smith & Ballinger, 1994; Rocha, 1995; Rocha & Vrcibradic, 1996; Vrcibradic & Rocha, 1998; Hatano *et al.*, 2001). Por outro lado, mesmo não sendo significativamente diferente, a temperatura corpórea média dos machos também foi maior do que a temperatura corpórea média das fêmeas em quase todas as outras populações. É possível que diferenças na utilização do microhabitat e no grau de termorregulação de machos e fêmeas possam estar relacionadas às diferenças sexuais encontradas na temperatura corpórea. Na restinga de Praia das Neves, a temperatura corpórea média das fêmeas foi cerca de 3°C mais baixa do que a temperatura corpórea média dos machos, o que pode estar relacionado a diferentes fatores atuando em conjunto. Nessa área, durante o período de realização deste estudo, as temperaturas ambientais registradas foram muito baixas, em decorrência de dias nublados e chuvosos, e a frequência de fêmeas reprodutivas foi alta. É possível que as fêmeas tenham sido termorreguladoras mais passivas do que os machos, se deslocando menos à procura de sítios de termorregulação mais adequados e, com isso, minimizando o risco de predação. Fêmeas mais pesadas (devido à massa dos ovos) e sob a ação de temperaturas ambientais mais baixas podem ter a velocidade de deslocamento prejudicada, diminuindo as chances de uma fuga rápida e bem-sucedida (*e.g.* Shine, 1980). Portanto, seria interessante realizar uma avaliação mais detalhada para determinar se as fêmeas e os machos de *T. torquatus* diferem no uso do microhabitat e no grau de termorregulação, e se essas diferenças podem ajudar a explicar as temperaturas corpóreas mais altas registradas para os machos. Entretanto, não pode ser desconsiderada a existência de problemas metodológicos, principalmente no caso da restinga de Trancoso, cujo valor da probabilidade estatística esteve muito próximo ao valor não significativo. Portanto, no caso dessa população, a existência de diferenças sexuais na temperatura corpórea de machos e fêmeas precisa ser confirmada.

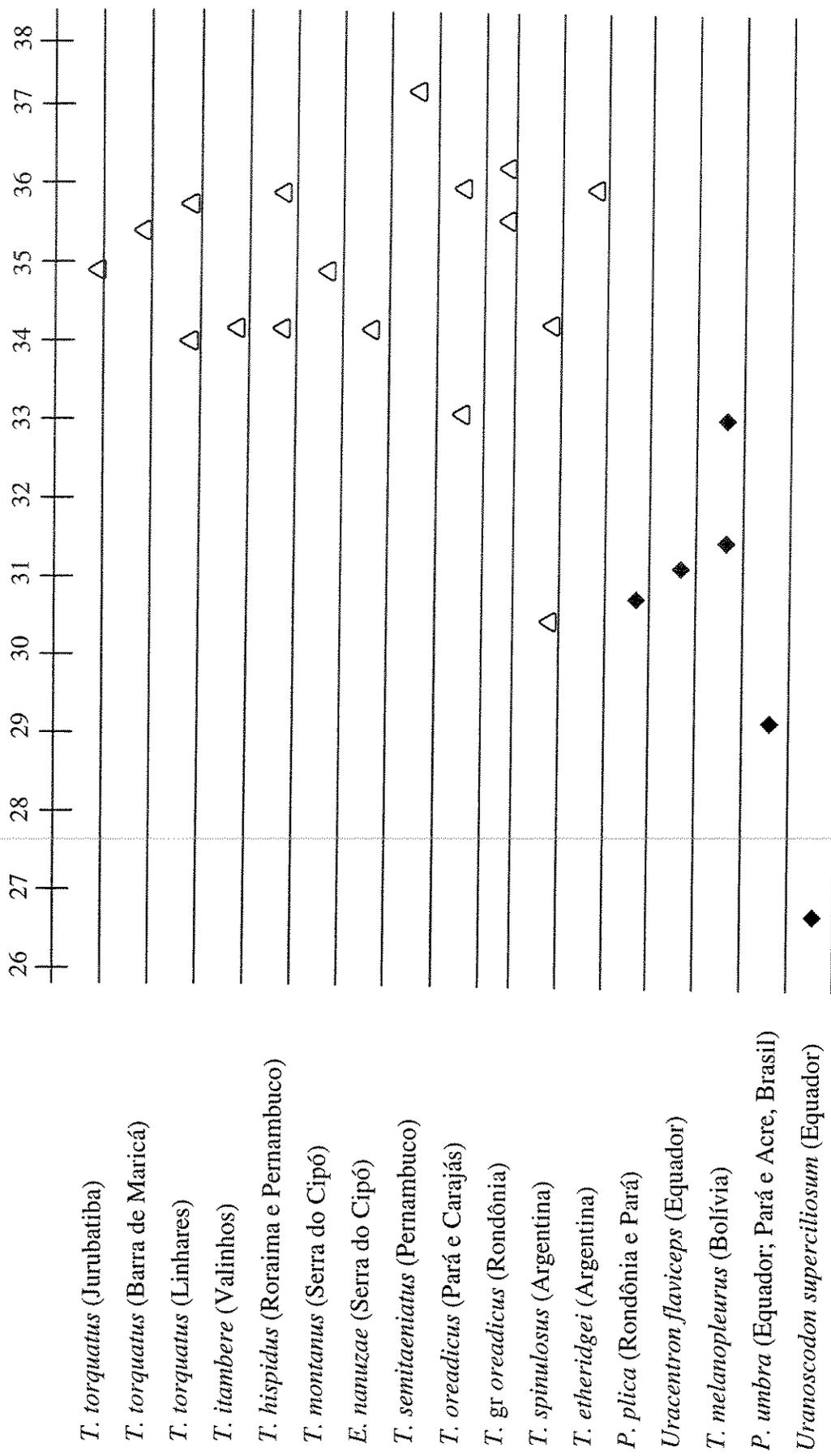


Figura 7: Temperaturas corpóreas médias em atividade registradas para as espécies de Tropiduridae da América do Sul em áreas de interior de mata (losango escuro) e em áreas abertas como campo rupestre, restinga e caatinga (triângulo aberto). Dados extraídos de Howland *et al.* (1990); Rocha & Bergallo (1990); Vitt (1991, 1993, 1995); Van Sluys (1992); Pérez-Mellado & De la Riva (1993); Martori & Aúñ (1994); Vitt & Zani (1996a); Vitt *et al.* (1996, 1997); Cruz (1998); Cruz *et al.* (1998); Kiefer (1998, dados não publicados).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- As temperaturas corpóreas médias em atividade (34 a 36°C) das populações de *Tropidurus torquatus* estudadas ao longo da costa brasileira são semelhantes às temperaturas corpóreas de outras populações dessa espécie;
- As temperaturas do substrato e do ar influenciam fortemente as temperaturas corpóreas das populações de *T. torquatus* de restinga, mas a importância relativa de cada uma dessas fontes de calor varia entre as áreas em consequência das condições climáticas locais daquele determinado momento. No entanto, parece haver uma predominância da temperatura do ar como a principal fonte de calor para a termorregulação da maioria das populações estudadas;
- A hipótese de conservatividade filogenética foi comprovada para as populações de *T. torquatus* de restinga estudadas. As temperaturas corpóreas das populações tendem a permanecer constantes ao longo da distribuição geográfica da espécie e as aparentes diferenças resultam da influência das temperaturas ambientais locais sobre elas. As temperaturas corpóreas das populações são mantidas dentro de uma faixa de ótimos de temperatura, característica da espécie e determinada ao longo de sua história evolutiva, e dentro da qual as atividades metabólicas dos lagartos são realizadas com maior eficiência;
- A existência de termorregulação primariamente ativa, realizada principalmente através de mecanismos comportamentais, foi constatada para várias populações de *T. torquatus* estudadas e está relacionada às temperaturas ambientais locais. À medida em que as temperaturas ambientais aumentam, os lagartos tendem a termorregular mais ativamente para evitar o aquecimento excessivo;
- As temperaturas corpóreas das populações de *T. torquatus* de restinga estudadas são

compatíveis com as temperaturas registradas para outras espécies de tropidurídeos, principalmente aquelas de áreas abertas. No entanto, são poucos os estudos sobre a ecologia térmica de espécies de áreas florestadas que permitirão saber se as temperaturas corpóreas mais baixas dessas espécies refletem principalmente as condições climáticas do ambiente local ou são determinadas pela sua história evolutiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDREWS, R.M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. **J. Therm. Biol.** **23**(6): 329-334.
- ARAD, Z.; RABER, P. & WERNER, Y.L. 1989. Selected body temperature in diurnal and nocturnal forms of *Ptyodactylus* (Reptilia: Gekkoninae) in a photothermal gradient. **J. Herpetol.** **23**(2): 103-108.
- EVERETT, R. A. 1982. Field Studies of Body Temperatures and Thermoregulation In: C. Gans & F.H. Pough (eds.) **Biology of the Reptilia: physiological ecology** **12**: 93-166.
- ÁVILA-PIRES, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). **Zool. Verh. Leiden** **299**: 546-564.
- BAUWENS, D.; CASTILLA, A.M. & MOUTON, P.F.N. 1999. Field body temperatures, activity levels and opportunities for thermoregulation in an extreme microhabitat specialist, the girdled lizard (*Cordylus macropholis*). **J. Zool.** **249**(1): 11-18.
- BERGALLO, H.G. & ROCHA, C.F.D. 1993. Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **14**: 312-315.
- BOGERT, C.M. 1949. Thermoregulation in reptiles: a factor in evolution. **Evolution** **3**: 195-211.
- 1959. How Reptiles Regulate Their Body Temperature. **Sci. Am.** **22**: 213-221.
- BRATTSTROM, B.H. 1965. Body temperatures of Reptiles. **Am. Midl. Nat.** **73**(2): 376-422.
- CARRASCAL, L.M.; LÓPEZ, P.; MARTÍN, J.; & SALVADOR, A. 1992. Basking and Antipredator Behaviour in a High Altitude Lizard: Implications of Heat-Exchange Rate. **Ethology** **92**: 143-154.

- COWLES, R.B. 1958. Possible origin of dermal temperature regulation. **Evolution** **12**: 347-357.
- COWLES, R.B. & BOGERT, C.M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** **83**: 265-296.
- CROWLEY, S.R. 1985. Thermal sensitivity of sprint-running in the lizard *Sceloporus undulatus*: support for a conservative view of thermal physiology. **Oecologia** **66**: 219-225.
- CRUZ, F.B. 1998. Natural history of *Tropidurus spinulosus* (Squamata: Tropiduridae) from the dry Chaco of Salta, Argentina. **Herpetol. Journal** **8**: 107-110.
- CRUZ, F.B.; SILVA, S. & SCROCCHI, G.J. 1998. Ecology of the lizard *Tropidurus etheridgei* (Squamata: Tropiduridae) from the dry Chaco of Salta, Argentina. **Herpetol. Nat. Hist.** **6**(1): 23-31.
- DIAZ, J. A.; DIAZ-URIARTE, R. & RODRIGUEZ, A. 1996. Influence of behavioral thermoregulation on the use of vertical surfaces by Iberian wall lizards *Podarcis hispanica*. **J. Herpetol.** **30**(4): 548-552.
- FUENTES, E.R. & JÁKSIC, F.M. 1979. Activity temperatures of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. **Copeia** **1979**: 546-548.
- GANDOLFI, S.M. & ROCHA, C.F.D. 1998. Orientation of thermoregulating *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) on termite mounds in an open area of south-eastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **19**: 319-323.
- GONZALEZ, J. & PORCELL, V. 1986. Physiological thermoregulation of the Canary (Island, Spain) lizard *Gallotia galloti*. **Comp. Biochem. Physiol.** **83**(4): 709-714.
- GROVER, M.C. 1996. Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. **J. Herpetol.** **30**(2): 152-160.
- HATANO, F.H.; VRCIBRADIC, D.; GALDINO, C.A.B.; CUNHA-BARROS, M.; ROCHA, C.F.D. & VAN SLUYS, M. 2001. Thermal ecology and activity patterns of the lizard

- community of the restinga of Jurubatiba, Macaé, RJ. **Rev. Brasil. Biol.** **61**(2): 287-294.
- HOWLAND, J.M.; VITT, L.J. & LOPEZ, P.T. 1990. Life on the edge: the ecology and life history of the tropidurine iguanid lizard *Uranoscodon superciliosum*. **Can. J. Zool.** **68**: 1366-1373.
- HUEY, R.B. 1982. Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles In: C. Gans & F.H. Pough (eds.) **Biology of the Reptilia: physiological ecology 12**: 25-91.
- HUEY, R.B. & SLATKIN, M. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. **Quart. Rev. Biol.** **51**: 363-384.
- HUEY, R.B. & PIANKA, E.R. 1983. Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap In: R.B. Huey; E.R. Pianka & T.W. Schoener (eds.) **Lizard Ecology: studies on a model organism**. Harvard University Press, pp. 281-290.
- JÁKSIC, F.M. & SCHWENK, K. 1983. Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. **Herpetologica** **39**(4): 457-461.
- KIEFER, M.C. 1998. Uso do microhabitat e ecologia termal de *Tropidurus montanus* (Sauria, Tropiduridae) na Serra do Cipó, MG. **Caderno de Resumos do XXII Congresso Brasileiro de Zoologia**, Recife, PE, p.272.
- MAGNUSSON, W.E. 1993. Body temperatures of field-active Amazonian savanna lizards. **J. Herpetol.** **27**(1): 53-58.
- MARTÍN, J.; LÓPEZ, P.; CARRASCAL, L.M. & SALVADOR, A. 1995. Adjustment of basking postures in the high-altitude Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*). **Can. J. Zool.** **73**: 1065-1068.
- MARTORI, R. & AÚN, L. 1994. Aspects of the ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. **Amphibia-Reptilia** **15**: 317-326.
- PÉREZ-MELLADO, V. & DE LA RIVA, I. 1993. Sexual size dimorphism and ecology: the case

- of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). **Copeia** **1993**(4): 969-976.
- PIANKA, E.R. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. **Ecology** **51**(4): 703-720.
- 1986. **Ecology and Natural History of Desert Lizards**. Princeton University Press, New Jersey, 208pp.
- POUGH, F.H. 1983. Amphibians and Reptiles as Low-Energy Systems In: W.P. Aspey & S.I. Lustick (eds.) **Behavioral Energetics**. Ohio State University Press, Columbus, pp. 141-188.
- POUGH, F.H. & GANS, C. 1982. The Vocabulary of Reptilian Thermoregulation In: C. Gans & F.H. Pough (eds.) **Biology of the Reptilia: physiological ecology** **12**: 17-23.
- ROCHA, C.F.D. 1994. Introdução à ecologia de lagartos brasileiros Em: L.B. Nascimento; A.T. Bernardes & G.A. Cotta (eds.) **Herpetologia no Brasil, 1**. PUCMG, Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias, Minas Gerais, pp. 39-57.
- 1995. Ecologia termal de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do Sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Biol.** **55**(3): 481-489.
- ROCHA, C.F.D. & BERGALLO, H.G. 1990. Thermal biology and flight distance of *Tropidurus oreadicus* (Sauria: Iguanidae) in an area of Amazonian Brazil. **Ethol. Ecol. Evol.** **2**: 263-268.
- ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 1996. Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a Brazilian restinga habitat. **Aus. J. Ecol.** **21**: 110-113.
- ROCHA, C.F.D.; VRCIBRADIC, D. & ARAÚJO, A.F.B. 2000. Ecofisiologia de Répteis de Restingas Brasileiras Em: F.A. Esteves & L.D. Lacerda (eds.) **Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras**. NUPEM - UFRJ, Macaé, Rio de Janeiro, pp. 117-149.
- RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, Ecologia e Zoogeografia dos *Tropidurus* do Grupo *Torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arq. Zool.** **31**(3): 105-230.

- SCHAEUBLE, C.S. & GRIGG, G.C. 1998. Thermal ecology of the Australian agamid *Pogona barbata*. **Oecologia** **114**(4): 461-470.
- SERGEYEV, A. 1939. The body temperature of reptiles in natural surroundings. **Dokl. Akad. Nauk SSSR** **22**(1): 49-52.
- SHINE, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. **Oecologia** **46**: 92-100.
- SMITH, G.R. & BALLINGER, R.E. 1994. Temperature Relationships in the High-altitude Viviparous Lizard, *Sceloporus jarrovi*. **Am. Midl. Nat.** **131**: 181-189.
- SPELLERBERG, I.F. 1972. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in Southeast Australia III: Behavioural aspects of thermoregulation. **Oecologia** **11**: 1-16.
- TEIXEIRA-FILHO, P.F.; ROCHA, C.F.D. & RIBAS, S.C. 1996. Ecologia termal e uso do habitat por *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil. In: J.E. Péfaur (ed.) **Herpetologia Neotropical**. Actas del II Congreso Latinoamericano de Herpetologia, II Volumen. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes, Merida, Venezuela, pp. 255-267.
-
- VAN DAMME, R.; BAUWENS, D. & VERHEYEN, R.F. 1987. Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. **Herpetologica** **43**: 405-415.
- 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. **Oikos** **57**: 61-67.
- VAN SLUYS, M. 1992. Aspectos da ecologia do lagarto *Tropidurus itambere* (Iguanidae) em uma área do sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Biol.** **52**(1): 181-185.
- VITT, L.J. 1991. Ecology and life history of the scansorial arboreal lizard *Plica plica* (Iguanidae) in Amazonian Brazil. **Can. J. Zool.** **69**: 504-511.
- 1993. Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. **Can. J. Zool.** **71**: 2370-2390.

- . 1995. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. **Occ. Pap. Oklahoma Mus. Nat. Hist. 1**: 1-29.
- VITT, L.J. & COLLI, G.R. 1994. Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. **Can. J. Zool. 72**: 1986-2008.
- VITT, L.J. & ZANI, P.A. 1996a. Ecology of the elusive tropical lizard *Tropidurus* [= *Uracentron*] *flaviceps* (Tropiduridae) in lowland rain forest of Ecuador. **Herpetologica 52**(1): 121-132.
- VITT, L.J. & ZANI, P.A. 1996b. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. **Can. J. Zool. 74**: 1313-1335.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & CALDWELL, J.P. 1996. Behavioural ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. **J. Trop. Ecol. 12**: 81-101.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & ÁVILA-PIRES, T.C.S. 1997. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (= *Plica*) *umbra* in the Amazon region. **Can. J. Zool. 75**(11): 1876-1882.
- VRCIBRADIC, D. 2001. **Ecologia de cinco espécies de *Mabuya* (Lacertilia; Scincidae) no sudeste do Brasil: padrões reprodutivos, térmicos, tróficos e comunidades de nematódeos parasitas associados.** Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 197pp.
- VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 1998. The ecology of the skink *Mabuya frenata* in an area of rock outcrops in Southeastern Brazil. **J. Herpetol. 32**(2): 229-237.
- ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical analysis.** 4th ed. Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, 663pp.

CAPÍTULO III

COMUNIDADES DE NEMATÓDEOS ASSOCIADOS A POPULAÇÕES COSTEIRAS DE *TROPIDURUS TORQUATUS*

INTRODUÇÃO

O interesse sobre a ecologia das comunidades de parasitas tem aumentado bastante nas últimas décadas (Aho, 1990), após muitos anos de uma certa negligência em relação ao papel do parasitismo na determinação das dinâmicas populacionais e da estrutura das comunidades animais (Gregory & Keymer, 1989). Ao longo dos últimos anos, vários estudos têm abordado a questão das comunidades de parasitas em diferentes grupos de vertebrados e, utilizando os dados disponíveis na literatura, têm conseguido detectar alguns padrões e processos relacionados à composição e estrutura dessas comunidades (Gregory & Keymer, 1989; Bush *et al.*, 1990; Janovy *et al.*, 1992; Sousa, 1994; Poulin, 1996; Gregory, 1997; Simberloff & Moore, 1997; Poulin & Morand, 2000).

A influência dos parasitas na dinâmica das populações e na estrutura das comunidades de suas espécies hospedeiras é um aspecto amplamente reconhecido atualmente. Os efeitos das infecções podem ser diretos ou indiretos e estão relacionados a fatores tais como imunidade, nutrição, genética e comportamento, os quais podem ser modulados pelos efeitos de processos como a predação, a competição e o mutualismo, além dos fatores abióticos (Gregory & Keymer, 1989).

Os parasitas podem ser classificados em micro e macroparasitas (May & Anderson, 1979). Os microparasitas são os vírus, as bactérias, os fungos e os protozoários, organismos pequenos, freqüentemente muito numerosos e que se multiplicam diretamente no hospedeiro. Os helmintos e os artrópodes parasitas, por sua vez, constituem os macroparasitas, organismos de tamanho comparativamente maior e que normalmente não se multiplicam diretamente no hospedeiro (May & Anderson, 1979).

Como hospedeiros, os répteis constituem bons sistemas para o estudo dos padrões e

processos que influenciam a organização das comunidades de helmintos, pois exploram diferentes tipos de ambientes e possuem uma ampla diversidade de características morfológicas (tamanho do corpo) e ecológicas (modo de forrageamento, tipo de reprodução e utilização do habitat) (Aho, 1990). Lagartos se encaixam muito bem nestas características, além do fato de que muitas espécies são compostas por indivíduos de fácil coleta, observação e manipulação.

Tanto os fatores filogenéticos (história evolutiva da espécie) quanto os ambientais influenciam a composição e a estrutura das comunidades de parasitas, não apenas em lagartos mas nos demais grupos de vertebrados (Bush *et al.*, 1990; Janovy *et al.*, 1992). A capacidade de uma espécie de parasita em infectar e se desenvolver em uma determinada espécie de hospedeiro é um componente filogenético, pois está relacionada ao fato da espécie hospedeira conseguir prover um ambiente físico e químico adequado às necessidades do parasita em questão. Por outro lado, os fatores ecológicos determinam a probabilidade de ocorrer o encontro entre o parasita e o hospedeiro (Janovy *et al.*, 1992). Assim, as taxas de infecção pelos parasitas podem ser afetadas por fatores ambientais tais como a pluviosidade e as características dos ciclos de vida do parasita (*e.g.* tipo de ciclo) e dos hospedeiros intermediário (*e.g.* ciclo de vida sazonal), se ele ocorrer, e definitivo (*e.g.* dieta, modo de forrageamento, uso do habitat e microhabitat e aspectos comportamentais) (Telford, 1970; Aho, 1990; Gregory, 1997; Simberloff & Moore, 1997; Poulin & Morand, 2000). A distribuição geográfica das espécies de parasita e hospedeiro também pode ser um fator determinante na composição e na estrutura das comunidades de helmintos associados a populações de lagartos e de outros vertebrados (Telford, 1970; Aho, 1990; Gregory, 1997; Simberloff & Moore, 1997).

A maior parte dos estudos sobre o parasitismo em lagartos, principalmente os estudos iniciais, se limitava à identificação e ao registro das espécies de parasitas que ocorriam em uma determinada espécie de lagarto (*e.g.* Cristófaró *et al.*, 1976; Vicente, 1978, 1981; Goldberg &

Bursey, 1989, 1990a, 1990b; Vicente *et al.*, 1993; Roca, 1997). Recentemente, no entanto, os autores começaram a analisar mais detalhadamente as comunidades de parasitas das espécies de lagartos, tentando determinar quais são os fatores que estão influenciando as taxas de infecção observadas e, conseqüentemente, a estrutura dessas comunidades e também os efeitos que as cargas parasitárias podem ter sobre os indivíduos infectados (*e.g.* Dobson & Pacala, 1992; Dobson *et al.*, 1992; Goldberg *et al.*, 1998).

Nas áreas tropicais, a falta de conhecimento sobre as relações entre os lagartos e as espécies que os parasitam ainda é grande. No Brasil, essa situação está começando a mudar à medida em que têm sido realizados vários estudos enfocando a infecção por helmintos em diferentes espécies de lagartos, principalmente em ambientes de restinga (Van Sluys *et al.*, 1994, 1997; Ribas *et al.*, 1995, 1998; Rocha, 1995; Vrcibradic *et al.*, 1999, 2000a, 2000b, 2002a, 2002b; Vrcibradic, 2001; Menezes, 2003; Fontes *et al.*, no prelo). Entretanto, a maior parte desses estudos avalia os padrões de infecção por helmintos em apenas uma população de uma determinada espécie. Exceto pelo trabalho de Vrcibradic (2001), não existem estudos que avaliem a ocorrência de variação geográfica na composição e na estrutura das comunidades de helmintos de uma espécie de lagarto ao longo de sua área de distribuição.

O lagarto tropidurídeo *Tropidurus torquatus* possui ampla distribuição geográfica, sendo encontrado no Brasil central e nas áreas de baixada litorânea desde o Rio de Janeiro até a Bahia. Algumas populações já foram estudadas quanto à composição e estrutura das comunidades de helmintos (Van Sluys *et al.*, 1997; Ribas *et al.*, 1998; Vrcibradic *et al.*, 2000a), mostrando uma elevada taxa de parasitismo quando comparadas às demais espécies de lagartos. Porém, nada é conhecido em relação à ocorrência de variação geográfica nos padrões de infecção da espécie por helmintos.

O estudo realizado com as espécies de *Mabuya* (*M. agilis* e *M. macrorhyncha*) (Scincidae)

simpátricas a *T. torquatus* em áreas de restinga (Vrcibradic, 2001) revelou a existência de variações na riqueza e, principalmente, na abundância das espécies de helmintos que infectam esses lagartos, sendo esperado que o mesmo ocorra com as populações de *T. torquatus* dessas respectivas áreas.

Neste capítulo foi estudada a composição e a estrutura das comunidades de helmintos parasitas associados a populações de *Tropidurus torquatus* encontradas em áreas de restinga ao longo da costa dos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Bahia, buscando avaliar em que extensão essas populações variam nos padrões de infecção pelas espécies de helmintos.

OBJETIVOS

- 1) Qual é a composição da comunidade de helmintos associada a cada uma das populações costeiras de *Tropidurus torquatus* deste estudo?
- 2) Em quais sítios de infecção são encontradas as espécies de helmintos registradas para as diferentes populações de restinga?
- 3) Quais são as taxas de prevalência e de intensidade da infecção das espécies de helmintos encontradas nas populações de *T. torquatus* estudadas?
- 4) Qual é a diversidade das comunidades de nematódeos associados a populações de *T. torquatus* deste estudo? Qual é o grau de similaridade existente entre essas comunidades de nematódeos em termos de riqueza e de abundância de espécies?
- 5) O tamanho corpóreo dos lagartos afeta a intensidade da infecção pelos helmintos ou a riqueza de espécies de nematódeos encontradas nas diferentes populações?
- 6) Os sexos diferem quanto à riqueza de espécies de nematódeos ou quanto à intensidade da infecção pelos helmintos nas diferentes populações?
- 7) A intensidade da infecção pelos helmintos afeta a condição corpórea dos indivíduos de *T. torquatus* em cada uma das populações estudadas?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta dos dados

Os lagartos foram coletados em nove áreas de restinga, sendo quatro localizadas no estado do Rio de Janeiro (Grussaí, município de São João da Barra; Barra de Maricá, município de Maricá; Grumari, município do Rio de Janeiro e Massambaba, município de Arraial do Cabo), três no estado do Espírito Santo (Praia das Neves, município de Presidente Kennedy; Setiba, município de Guarapari e Guriri, município de São Mateus) e duas no estado da Bahia (municípios de Trancoso e Prado). Essas áreas foram descritas no item “Áreas de Estudo” e constituem uma amostra substancial das populações de *Tropidurus torquatus* encontradas ao longo da costa brasileira.

Todas as amostragens foram realizadas durante uma mesma estação úmida, no período de novembro de 1999 a março de 2000, para retirar possíveis efeitos da sazonalidade ou diferenças entre anos sobre a ecologia parasitária da espécie.

Os lagartos foram coletados com espingardas de ar comprimido, tiras elásticas (garrote cirúrgico) ou laço. A massa (M) e o comprimento rostro-cloacal (CRC) foram registrados com o uso de uma balança de precisão (precisão de 0,01g) e paquímetro (precisão de 0,1mm), respectivamente. O sexo foi identificado no campo com base no dimorfismo sexual característico da espécie (Rodrigues, 1987) e, posteriormente, após dissecação, confirmado através de análise das gônadas.

Para as análises realizadas no presente capítulo foi utilizado um tamanho de amostra aproximadamente similar para as várias populações de *T. torquatus* de restinga, a fim de reduzir os efeitos do tamanho amostral e facilitando homogeneizar as comparações entre as faunas de helmintos das diferentes localidades estudadas. Desse modo, para as populações com amostras

superiores a 30 lagartos foram sorteados 30 exemplares para serem utilizados nas análises.

Durante a dissecação para a retirada do tubo digestivo e para a análise das gônadas dos lagartos foi investigada a presença de helmintos na cavidade do corpo e no interior de órgãos como o estômago e o intestino dos indivíduos. Os helmintos encontrados foram armazenados em álcool a 70% e os sítios de infecção registrados. Posteriormente, cada helminto foi montado em lâmina para a identificação sob o microscópio, após a diafanização em fenol. Os nematódeos foram identificados até o nível de espécie e os outros helmintos até o nível de classe e, em seguida, quantificados. Espécimes-testemunho das diversas espécies de helmintos ocorrentes em cada uma das áreas de restinga estudadas serão selecionados e depositados na Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC).

Análise dos dados

Os índices utilizados neste estudo para descrever as taxas de infecção dos indivíduos e das populações de *T. torquatus* seguem as definições de Bush *et al.* (1997), onde:

- **Prevalência:** número de hospedeiros (lagartos) infectados com um ou mais indivíduos de uma espécie de parasita dividido pelo número de hospedeiros examinados para aquela espécie ou população;
- **Intensidade:** número de indivíduos de uma espécie de parasita encontrados em um único hospedeiro;
- **Intensidade média:** média das intensidades de uma espécie de parasita, considerando apenas os membros infectados da espécie hospedeira;
- **Abundância:** número de indivíduos de uma espécie de parasita encontrados em um único hospedeiro, independentemente deste estar ou não infectado;

- **Abundância média:** média das abundâncias de uma espécie de parasita, considerando os membros infectados e não infectados (amostra total de hospedeiros examinados);
- **Infracomunidade:** total das espécies encontradas em um único indivíduo hospedeiro;
- **Comunidade componente:** todas as infracomunidades encontradas em uma determinada população do hospedeiro.

Para cada população de *T. torquatus* deste estudo foram calculadas a prevalência e as médias de intensidade e abundância para cada espécie de helminto e para todas as espécies conjuntamente.

As médias do tamanho do corpo (CRC) e da massa (M) dos lagartos de cada população, bem como as médias de intensidade e abundância de cada espécie de helminto e de todas as espécies conjuntamente foram determinadas através do cálculo da média aritmética (\pm um desvio-padrão) dos valores válidos registrados.

Para cada população estudada de *T. torquatus* de restinga foi calculada a diversidade de espécies associadas de nematódeos, através do Índice de Brillouin (HB) (Magurran, 1988):

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

onde \ln = log na base e ; n_i = número de indivíduos de cada espécie de parasita e N = número total de indivíduos das espécies de parasitas.

O mesmo índice foi utilizado para calcular a diversidade das infracomunidades de nematódeos (i.e., encontradas em cada indivíduo de *T. torquatus* parasitado) e, posteriormente, esses índices individuais foram utilizados para determinar a diversidade média de espécies de nematódeos (HB médio) de cada população deste estudo (média aritmética \pm um desvio-padrão). A diversidade de espécies de nematódeos foi comparada entre as populações através de Análise de Variância para um fator (Anova) (Zar, 1999), utilizando os valores de diversidade (HB médio)

obtidos para os indivíduos. O Índice de Brillouin foi utilizado por ser considerado mais adequado para tratar amostras compostas por indivíduos que foram retirados do ambiente e que não serão posteriormente repostos (Magurran, 1988), como é o caso das amostras deste estudo.

A similaridade da abundância média e da riqueza das espécies de nematódeos entre as populações de *T. torquatus* estudadas foi testada através do Índice de Sorenson para dados quantitativos (C_N) e qualitativos (C_S), respectivamente (Magurran, 1988):

$$C_N = \frac{2jN}{aN + bN} \qquad C_S = \frac{2j}{a+b}$$

onde aN = número de indivíduos na localidade A; bN = número de indivíduos na localidade B, jN = soma das menores abundâncias das espécies de nematódeos que ocorrem em ambas as localidades; j = número de espécies comuns a ambas as localidades, a = número de espécies na localidade A e b = número de espécies na localidade B.

Para avaliar se o tamanho dos lagartos (CRC) está relacionado à riqueza de espécies de nematódeos ou à intensidade total da infecção pelos helmintos (valores de intensidade transformados em \log_{10}) em cada população foi utilizada a Análise de Regressão simples (Zar, 1999). A ocorrência de diferenças sexuais na riqueza de nematódeos e na intensidade da infecção pelos helmintos (valores transformados em \log_{10}) em cada população de *T. torquatus* foi testada através de Análise de Variância para um fator (Zar, 1999). Nos casos em que foram constatadas diferenças sexuais na riqueza das espécies de nematódeos foi realizada uma análise estatística retirando o efeito do tamanho do corpo do lagarto sobre essa variável para avaliar se as diferenças permaneceriam. Para tal, foram obtidos os resíduos da relação entre o CRC e a riqueza das espécies de nematódeos e, em seguida, realizada uma Análise de Variância para um fator entre esses resíduos (Zar, 1999). O mesmo procedimento foi utilizado quando constatadas diferenças sexuais na intensidade da infecção pelos helmintos.

O possível efeito da infecção sobre a condição corpórea dos lagartos (resíduos da massa independentes do tamanho do corpo) foi avaliado através da relação entre o fator de condição do indivíduo (Le Cren, 1951; Press, 1987) e a intensidade da infecção pelas espécies de helmintos (valores transformados em \log_{10}).

Foi realizada uma Análise de Agrupamento para determinar se as populações de *T. torquatus* de restinga tendem a formar grupos quando avaliadas com base nas abundâncias médias das espécies de nematódeos associados. O método utilizado na análise de agrupamento foi o método de distância euclideana associado à regra de ligação UPGMA (Vrcibradic, 2001).

RESULTADOS

Foram registradas oito espécies de nematódeos infectando os indivíduos das diferentes populações de *Tropidurus torquatus* de restinga estudadas neste trabalho: *Physaloptera lutzi* Cristófaró, Guimarães & Rodrigues, 1976, *Physaloptera retusa* Rudolphi, 1819, *Physalopteroides venancioi* (Lent, Freitas & Proença, 1946) (Physalopteroidea; Physalopteridae), *Strongyluris oscarí* Travassos, 1923 (Heterakoidea; Heterakidae), *Parapharyngodon sceleratus* (Travassos, 1923) (Oxyuroidea; Pharyngodonidae), *Subulura lacertilia* (Vicente, Van Sluys, Fontes & Kiefer, 2000) (Subuluroidea; Subuluridae), *Skrjabinellazia intermedia* (Freitas, 1941) (Seuratoidea; Seuratidae) e *Hexametra boddaertii* (Baird, 1860) (Ascaridoidea; Ascarididae). Além dos nematódeos, foram encontradas pelo menos uma espécie de cestódeo e uma de trematódeo, ainda não identificadas. Vários indivíduos pertencentes ao gênero *Physaloptera* estavam partidos ou incompletos ou ainda em estágio larvar, impossibilitando a identificação da espécie a qual pertenciam. Estes indivíduos foram categorizados como "*Physaloptera* sp". Os demais nematódeos que não foram passíveis de identificação receberam a denominação de "Não Identificados".

O número de espécies de nematódeos registradas para cada uma das populações costeiras de *T. torquatus* variou de 3, em Guriri, até 7 nas restingas de Trancoso e Prado. A prevalência total de helmintos para as populações de *T. torquatus* deste estudo esteve entre 70,8% na restinga de Grumari e 100% nas restingas de Praia das Neves, de Setiba, de Trancoso, de Prado, de Maricá e de Massambaba (Tabela 1). A menor intensidade média de infecção, considerando todos os helmintos, foi obtida para a população da restinga de Grumari ($5,4 \pm 6,0$) e a maior para a população de Praia das Neves ($36,1 \pm 22,3$) (Tabela 1).

Os cestódeos ocorreram em todas as populações de *T. torquatus* estudadas,

predominantemente no intestino anterior. Os trematódeos foram encontrados exclusivamente no pâncreas dos lagartos e estiveram ausentes apenas nas infracomunidades da restinga de Massambaba (Tabela 1).

O nematódeo *H. boddaertii* foi registrado em três populações de *T. torquatus*, sempre em estágio larvar, com prevalências que variaram entre 3,3 e 22,7% (Tabela 1). O sítio de infecção mais comum foi a cavidade do corpo mas, na restinga de Trancoso, alguns indivíduos dessa espécie também foram registrados no interior do estômago dos lagartos. Na cavidade do corpo, os indivíduos de *H. boddaertii* foram encontrados livres, encistados na parede interna do corpo ou no interior de membranas peritoneais na região inguinal, muitas vezes em meio aos corpos gordurosos.

Dentre as espécies consideradas típicas de estômago (*P. lutzi*, *P. retusa* e *P. venancioi*), *P. lutzi* e *P. retusa* foram as mais freqüentes ao longo das populações costeiras de *T. torquatus*, tendo sido registradas também no intestino, embora com menor freqüência. As duas espécies ocorreram juntas em sete das nove comunidades componentes (Tabela 1). Nas restantes, Grussaí e Guriri, cada uma delas ocorreu sozinha e, em Guriri, *P. retusa* foi a única espécie registrada para o estômago. *Physaloptera lutzi* teve prevalências que variaram entre 79,5 e 100% em sete das oito restingas para as quais foi registrada (Tabela 1). Apenas na população de Grumari *P. retusa* teve prevalência maior (12,5%) do que *P. lutzi* (8,3%), embora a intensidade da infecção tenha sido menor (*P. lutzi*: $3,5 \pm 2,1$; *P. retusa*: $1,7 \pm 0,6$). A intensidade da infecção de *P. lutzi* foi sempre a mais alta dentre as espécies predominantemente estomacais, variando entre $3,5 \pm 2,1$ e $13,4 \pm 10,4$ (Tabela 1).

Os nematódeos *S. oscari*, *P. sceleratus*, *S. lacertilia* e *S. intermedia* são as espécies que ocorrem tipicamente no intestino dos lagartos e apenas *S. oscari* foi registrada em outros sítios de infecção (estômago e cavidade corpórea). A espécie *P. sceleratus* foi encontrada em todas as

populações de *T. torquatus* e *S. oscar* esteve ausente apenas na restinga de Guriri (Tabela 1). As demais espécies, *S. lacertilia* e *S. intermedia*, foram registradas somente para as comunidades componentes de Guriri e Prado e Setiba e Trancoso, respectivamente. Em ambas as populações de *T. torquatus*, *S. intermedia* teve prevalências muito baixas, ocorrendo em dois hospedeiros na restinga de Setiba (6,7%) e em um indivíduo na restinga de Trancoso (2,3%) (Tabela 1).

Strongyluris oscar foi a espécie intestinal mais prevalente em cinco das oito comunidades componentes para as quais foi registrada (33,3 a 96,7%), seguida de *P. sceleratus*, que teve a maior prevalência em três restingas (46,2 a 70,0%) (Tabela 1). Com relação à intensidade da infecção, *S. oscar* teve os maiores valores em cinco das nove populações de *T. torquatus* ($3,6 \pm 3,1$ a $10,1 \pm 8,8$), enquanto *S. lacertilia* teve as maiores médias nas duas comunidades componentes onde foi encontrada (Guriri: $8,2 \pm 11,2$; Prado: $4,4 \pm 5,1$) (Tabela 1). A maior intensidade da infecção registrada para a espécie *S. intermedia* na restinga de Setiba ($24,0 \pm 32,5$) se deveu à ocorrência de 47 indivíduos dessa espécie de nematódeo em apenas um lagarto.

Houve uma tendência geral à segregação de habitat entre as espécies de nematódeos encontradas nas populações de *T. torquatus* estudadas, tanto para as espécies de estômago quanto para aquelas que ocorreram no intestino. Na maioria das populações hospedeiras, mesmo quando duas ou mais espécies de nematódeos ocorreram juntas no mesmo sítio de infecção, uma delas sempre predominou em relação às demais (Tabela 1).

O número de espécies de nematódeos encontradas infectando um único indivíduo de *T. torquatus* variou entre 1 e 6. Em cinco das nove populações, a maioria dos indivíduos hospedeiros (59,1% em Trancoso a 95,8% em Guriri) abrigava 1 e 2 espécies de nematódeos e, nas demais, a predominância foi de 2 e 3 espécies (56,7% em Setiba a 86,2% em Grussaí) (Tabela 2). A frequência de lagartos infectados com 4 ou mais espécies de nematódeos foi baixa, variando entre 3,3 e 18,2% ao longo das populações de *T. torquatus* (Tabela 2). O número médio

de espécies de nematódeos por hospedeiro esteve entre $1,0 \pm 0,8$ em Grumari e $2,8 \pm 0,7$ na restinga de Praia das Neves (Tabela 2). Considerando os indivíduos de todas as espécies de nematódeos conjuntamente, a abundância de parasitas por hospedeiro variou entre 3,4 na restinga de Grumari a 35,2 em Praia das Neves (Tabela 2).

A diversidade média das infracomunidades de nematódeos (HB médio) das populações de *T. torquatus* de restinga variou entre $0,103 \pm 0,219$ na restinga de Grumari e $0,648 \pm 0,230$ na restinga de Praia das Neves (Tabela 3). Os valores de diversidade das infracomunidades de nematódeos (HB médio) diferiram significativamente ao longo das populações litorâneas de *T. torquatus* (Anova, $F_{8,265} = 13,004$, $p < 0,001$). As principais diferenças quanto à diversidade das espécies de nematódeos das comunidades componentes ocorreram entre as infracomunidades que tiveram os maiores (ex.: Praia das Neves, Maricá e Grussaí) e os menores (ex.: Grumari, Massambaba e Guriri) valores médios de HB (Tabela 4). Houve uma relação positiva e significativa entre o valor da diversidade da infracomunidade (HB médio) e o índice de diversidade da comunidade componente (HB geral) (Análise de Regressão, $r^2 = 0,736$, $p < 0,01$, $n = 09$).

Os valores obtidos para o Índice de Similaridade qualitativo (C_S) entre as comunidades componentes de *T. torquatus* estiveram entre 0,182 (similaridade entre Grussaí e Trancoso) e 1,0 (similaridade entre Grumari e Massambaba), mas a maioria dos índices registrados (72,2%) esteve acima de 0,700 (Tabela 5). A similaridade quantitativa (C_N) entre essas comunidades de nematódeos variou de 0,035 (similaridade entre Massambaba e Guriri) a 0,819 (similaridade entre Massambaba e Trancoso). A maior parte dos valores de C_N registrados (58,3%) esteve abaixo de 0,500 e apenas 13,9% deles foram maiores do que 0,700 (Tabela 5).

A análise de agrupamento baseada nas abundâncias das espécies de nematódeos permitiu identificar alguns grupos distintos ao longo das populações de *T. torquatus* de restinga. As

populações das restingas de Trancoso, Massambaba e Grussaí formaram um grupo distinto das demais populações (Figura 1). Essas populações tiveram os maiores índices de similaridade quantitativa e índices de similaridade qualitativa altos e semelhantes, no caso dos pares Massambaba - Trancoso e Massambaba - Grussaí (Tabela 5). Os outros grupos revelados pela análise de agrupamento estiveram compostos pelas populações de Guriri e Grumari (Figura 1), cujos valores de HB médio foram baixos e semelhantes (Tabelas 3 e 4), e pelas populações de Praia das Neves e Maricá (Figura 1), que tiveram valores de HB médio e geral semelhantes, porém elevados (Tabelas 3 e 4).

Foi constatada a existência de uma relação positiva e significativa entre o tamanho corpóreo dos lagartos (CRC) e a riqueza de espécies de nematódeos das infracomunidades para as populações de Grussaí, de Guriri, de Trancoso, de Grumari, de Maricá e de Massambaba (Tabela 6). A intensidade da infecção pelos helmintos também esteve positiva e significativamente relacionada com o tamanho dos lagartos nas populações de Grussaí, de Praia das Neves, de Setiba, de Trancoso, de Maricá e de Massambaba (Tabela 6).

A intensidade da infecção pelas espécies de helmintos não esteve significativamente relacionada com o fator de condição dos lagartos infectados em nenhuma das populações de restinga de *T. torquatus* do presente estudo (Tabela 7).

Apenas na população da restinga de Maricá os machos e as fêmeas de *T. torquatus* diferiram quanto à riqueza das espécies que compõem as infracomunidades de nematódeos (Machos: $3,0 \pm 0,6$; Fêmeas: $2,4 \pm 0,9$) (Tabela 8). Entretanto, quando foi retirado o efeito do tamanho do corpo do lagarto sobre a riqueza das espécies de nematódeos, as diferenças entre os sexos desapareceram (Anova, $F_{1,28} = 0,760$, $p = 0,391$). A intensidade da infecção pelas espécies de helmintos foi maior para os machos em sete das nove populações estudadas, embora essa diferença tenha sido significativa apenas para a população da restinga de Massambaba (Machos:

16,1 ± 9,5; Fêmeas: 7,5 ± 5,6) (Tabela 9). Mesmo após ser retirado o efeito do tamanho do corpo do lagarto sobre a intensidade da infecção pelos helmintos a diferença entre os sexos continuou sendo significativa (Anova, $F_{1,28} = 6,813$, $p < 0,05$).

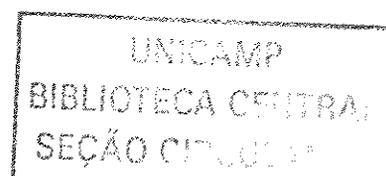


Tabela 1: Prevalência (em %) e intensidade média da infecção (média \pm 1 desvio-padrão e amplitude da amostra entre parênteses) das espécies de helmintos registradas para *Tropidurus torquatus* em nove áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira. O tamanho das amostras está representado entre parênteses (abaixo do nome da população) e os sítios de infecção das espécies de helmintos são: C: cavidade do corpo; E: estômago; ID: intestino delgado; IG: intestino grosso; P: pâncreas.

População	Helmintos	Prevalência	Intensidade	Sítio de Infecção
Grussaí (30)	Nematoda			
	<i>P. lutzi</i>	93,3	6,6 \pm 4,9 (1 – 21)	E, ID, IG
	<i>P. sceleratus</i>	70,0	2,2 \pm 2,2 (1 – 11)	ID, IG
	<i>S. oscari</i>	66,7	3,6 \pm 3,1 (1 – 13)	E, ID, IG
	<i>Physaloptera</i> sp.	63,3	6,0 \pm 5,4 (1 – 23)	E, ID
	<i>P. venancioi</i>	10,0	2,3 \pm 1,5 (1 – 4)	E
	Cestoda	46,7	2,6 \pm 1,8 (1 – 7)	E, ID
	Trematoda	60,0	12,0 \pm 13,2 (1 – 53)	P
Total	96,7	23,3 \pm 10,0 (5 – 65)		
P. das Neves (30)	Nematoda			
	<i>P. lutzi</i>	100	13,4 \pm 10,4 (1 – 37)	C, E, ID, IG
	<i>S. oscari</i>	96,7	10,1 \pm 8,8 (1 – 37)	C, E, ID, IG
	<i>Physaloptera</i> sp.	93,3	9,8 \pm 8,7 (1 – 36)	C, E, ID, IG
	<i>P. retusa</i>	66,7	3,7 \pm 2,8 (1 – 12)	C, E, ID, IG
	<i>P. venancioi</i>	13,3	1,8 \pm 1,0 (1 – 3)	E, ID
	<i>P. sceleratus</i>	6,7	1,5 \pm 0,7 (1 – 2)	IG
	Cestoda	20,0	2,5 \pm 1,0 (1 – 4)	ID
Trematoda	20,0	2,3 \pm 1,9 (1 – 6)	P	
Total	100	36,1 \pm 22,3 (7 – 90)		
Setiba (30)	Nematoda			
	<i>P. lutzi</i>	86,7	8,0 \pm 6,2 (1 – 29)	E, ID, IG
	<i>Physaloptera</i> sp.	66,7	5,3 \pm 6,1 (1 – 23)	E, ID

Tabela 1: continuação

População	Helmintos	Prevalência	Intensidade	Sítio de Infecção
	<i>S. oscari</i>	66,7	4,2 ± 5,0 (1 – 22)	E, ID, IG
	<i>P. retusa</i>	56,7	3,3 ± 3,4 (1 – 11)	E, ID, IG
	<i>P. venancioi</i>	13,3	3,3 ± 1,9 (2 – 6)	E, ID
	<i>S. intermedia</i>	6,7	24,0 ± 32,5 (1 – 47)	ID, IG
	<i>P. sceleratus</i>	6,7	1,0 (1)	IG
	Cestoda	43,3	2,5 ± 2,3 (1 – 8)	ID
	Trematoda	6,7	2,5 ± 0,7 (2 – 3)	P
	Total	100	18,5 ± 13,3 (4 – 57)	
Guriri	Nematoda			
	<i>P. retusa</i>	69,2	3,9 ± 3,8 (1 – 17)	E, ID
(26)	<i>P. sceleratus</i>	46,2	2,0 ± 1,0 (1 – 4)	ID, IG
	<i>Physaloptera</i> sp.	42,3	1,7 ± 0,5 (1 – 2)	E
	<i>S. lacertilia</i>	19,2	8,2 ± 11,2 (1 – 28)	ID, IG
	Cestoda	57,7	2,3 ± 1,8 (1 – 8)	E, ID, IG
	Trematoda	34,6	4,7 ± 2,0 (2 – 8)	P
	Total	96,2	9,2 ± 6,9 (1 – 30)	
Trancoso	Nematoda			
	<i>P. lutzi</i>	79,5	6,2 ± 4,7 (1 – 20)	E, ID, IG
(44)	<i>S. oscari</i>	61,4	3,1 ± 3,0 (1 – 14)	C, E, ID, IG
	<i>Physaloptera</i> sp.	54,5	2,2 ± 1,5 (1 – 6)	E, ID, IG
	<i>P. venancioi</i>	36,4	2,6 ± 2,0 (1 – 8)	E, ID
	<i>P. retusa</i>	27,3	1,6 ± 0,8 (1 – 3)	E, ID
	<i>H. boddaertii</i>	22,7	3,2 ± 2,1 (1 – 7)	C, E
	<i>P. sceleratus</i>	2,3	1,0 (1)	ID
	<i>S. intermedia</i>	2,3	1,0 (1)	ID
	Cestoda	27,3	2,1 ± 1,4 (1 – 5)	ID

Tabela 1: continuação

População	Helmintos	Prevalência	Intensidade	Sítio de Infecção
	Trematoda	13,6	4,0 ± 1,8 (2 – 7)	P
	Total	100	11,3 ± 9,6 (1 – 40)	
Prado	Nematoda			
	<i>P. lutzi</i>	93,3	7,7 ± 5,0 (1 – 21)	E, ID, IG
(30)	<i>Physaloptera</i> sp.	63,3	3,9 ± 3,8 (1 – 16)	E, IG
	<i>P. retusa</i>	53,3	1,8 ± 1,1 (1 – 5)	E, ID
	<i>S. lacertilia</i>	26,7	4,4 ± 5,1 (1 – 16)	ID, IG
	<i>H. boddaertii</i>	10,0	3,3 ± 4,0 (1 – 8)	C
	<i>P. venancioi</i>	6,7	3,5 ± 3,5 (1 – 6)	E
	<i>P. sceleratus</i>	6,7	1,5 ± 0,7 (1 – 2)	IG
	<i>S. oscari</i>	6,7	1,0 (1)	ID
	Cestoda	53,3	3,0 ± 3,1 (1 – 12)	ID
	Trematoda	20,0	7,0 ± 6,8 (1 – 16)	P
	Não Identificado	3,3	1,0 (1)	IG
	Total	100	15,5 ± 9,0 (3 – 41)	
Grumari	Nematoda			
	<i>P. sceleratus</i>	62,5	4,3 ± 5,8 (1 – 24)	ID, IG
(24)	<i>P. retusa</i>	12,5	1,7 ± 0,6 (1 – 2)	E
	<i>P. lutzi</i>	8,3	3,5 ± 2,1 (2 – 5)	E
	<i>S. oscari</i>	8,3	2,0 ± 1,4 (1 – 3)	ID, IG
	Cestoda	4,2	1,0 (1)	ID
	Trematoda	16,7	2,0 ± 0,8 (1 – 3)	P
	Não Identificado	4,2	1,0 (1)	IG
	Total	70,8	5,4 ± 6,0 (1 – 24)	

Tabela 1: continuação

População	Helmintos	Prevalência	Intensidade	Sítio de Infecção
Maricá (30)	Nematoda			
	<i>P. lutzi</i>	96,7	8,0 ± 6,9 (1 – 26)	C, E, ID, IG
	<i>S. oscari</i>	90,0	9,6 ± 9,2 (1 – 33)	E, ID, IG
	<i>Physaloptera</i> sp.	86,7	10,5 ± 7,5 (1 – 26)	E, ID, IG
	<i>P. retusa</i>	56,7	4,3 ± 4,3 (1 – 19)	E, ID
	<i>P. sceleratus</i>	16,7	1,2 ± 0,4 (1 – 5)	IG
	<i>H. boddaertii</i>	3,3	2,0 (2)	C
	Cestoda	26,7	1,6 ± 1,2 (1 – 8)	ID, IG
	Trematoda	30,0	6,0 ± 5,9 (1 – 18)	P
Total	100,0	30,3 ± 20,7 (2 – 89)		
Massambaba (30)	Nematoda			
	<i>P. lutzi</i>	90,0	5,3 ± 4,6 (1 – 17)	E, ID, IG
	<i>Physaloptera</i> sp.	83,3	4,1 ± 3,6 (1 – 15)	E, ID, IG
	<i>S. oscari</i>	33,3	4,4 ± 2,5 (1 – 8)	ID, IG
	<i>P. retusa</i>	10,0	1,0 (1)	E
	<i>P. sceleratus</i>	6,7	1,0 (1)	IG
	Cestoda	36,7	2,4 ± 2,1 (1 – 8)	ID
Total	100,0	10,7 ± 8,3 (1 – 34)		

Tabela 2: Frequência (%) de lagartos infectados com uma até seis espécies de nematódeos, número médio de espécies de nematódeos por hospedeiro (média \pm 1 desvio-padrão), total de espécies de nematódeos e abundância geral das espécies de nematódeos registradas para as populações de *Tropidurus torquatus* em nove áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira.

População	1	2	3	4	5	6	Espécies por Hospedeiro	Total de Espécies na População	Abundância Total dos Nematódeos
Grussaí	10,3	34,5	51,7	3,5	—	—	2,4 \pm 0,9	4	14,1
Praia das Neves	3,3	23,3	60,0	13,3	—	—	2,8 \pm 0,7	5	35,2
Setíba	30,0	16,7	40,0	13,3	—	—	2,4 \pm 1,1	6	17,2
Guriri	45,8	50,0	4,2	—	—	—	1,5 \pm 0,7	3	5,9
Trancoso	25,0	34,1	18,2	18,2	4,5	—	2,4 \pm 1,2	7	10,2
Prado	36,7	40,0	10,0	10,0	—	3,3	2,1 \pm 1,2	7	12,5
Grumari	70,6	23,5	5,9	—	—	—	1,0 \pm 0,8	4	3,4
Maricá	3,3	40,0	46,7	6,7	3,3	—	2,7 \pm 0,8	5	28,1
Massambaba	60,0	33,3	3,3	3,3	—	—	1,5 \pm 0,7	4	9,8

Tabela 3: Diversidade média das infracomunidades (HB médio) e diversidade geral da comunidade componente (HB) de nematódeos das populações de *Tropidurus torquatus* em nove áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira. Os valores de HB médio estão representados pela média \pm 1 desvio-padrão (dp) e o tamanho da amostra está entre parênteses.

População	HB médio \pm dp*	HB Geral*
Grussaí	0,485 \pm 0,263 (30)	0,768
Praia das Neves	0,648 \pm 0,230 (30)	0,970
Setiba	0,410 \pm 0,317 (30)	0,966
Guriri	0,212 \pm 0,228 (26)	0,787
Trancoso	0,454 \pm 0,342 (44)	0,887
Prado	0,307 \pm 0,302 (30)	0,651
Grumari	0,103 \pm 0,219 (24)	0,323
Maricá	0,587 \pm 0,270 (30)	1,027
Massambaba	0,177 \pm 0,244 (30)	0,531

* desconsideradas as categorias "*Physaloptera* sp" e "não identificado" no cálculo de HB

Tabela 4: Resultados do Teste de Tukey (valores da probabilidade - p) para as estatísticas das diferenças entre os valores do Índice de Diversidade médio (HB médio) das infracomunidades de nematódeos das populações de *Tropidurus torquatus* em nove áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira. Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

	Grussaí	Praia das Neves	Setiba	Guriri	Trancoso	Prado	Grumari	Maricá	Massambaba
Grussaí	1,0								
Praia das Neves	0,358	1,0							
Setiba	0,981	0,025	1,0						
Guriri	0,007	< 0,001	0,160	1,0					
Trancoso	1,0	0,078	0,999	0,012	1,0				
Prado	0,239	< 0,001	0,883	0,937	0,378	1,0			
Grumari	< 0,001	< 0,001	0,002	0,903	< 0,001	0,152	1,0		
Maricá	0,886	0,996	0,243	< 0,001	0,524	0,003	< 0,001	1,0	
Massambaba	0,001	< 0,001	0,031	1,0	0,001	0,667	0,989	< 0,001	1,0

Tabela 5: Grau de similaridade existente entre as comunidades componentes de nematódeos das populações de *Tropidurus torquatus* em nove áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtido através do Índice de Sorenson para dados qualitativos (Cs) (valores expressos acima da diagonal) e quantitativos (C_N) (valores expressos abaixo da diagonal).

População	Grussaí	P. das Neves	Setiba	Guriri	Trancoso	Prado	Grumari	Maricá	Massambaba
	Neves								
Grussaí	0,889	0,800	0,286	0,182	0,723	0,750	0,667	0,750	0,750
P. das Neves	0,486	0,909	0,500	0,833	0,833	0,889	0,800	0,889	0,889
Setiba	0,733	0,603	0,444	0,923	0,769	0,800	0,723	0,800	0,800
Guriri	0,117	0,167	0,211	0,400	0,600	0,571	0,500	0,571	0,571
Trancoso	0,740	0,429	0,678	0,059	0,857	0,727	0,833	0,727	0,727
Prado	0,640	0,477	0,703	0,301	0,629	0,727	0,833	0,727	0,727
Grumari	0,294	0,054	0,093	0,256	0,116	0,104	0,889	1,0	1,0
Maricá	0,596	0,493	0,720	0,215	0,529	0,584	0,080	0,889	0,889
Massambaba	0,759	0,395	0,634	0,035	0,819	0,606	0,143	0,504	0,504

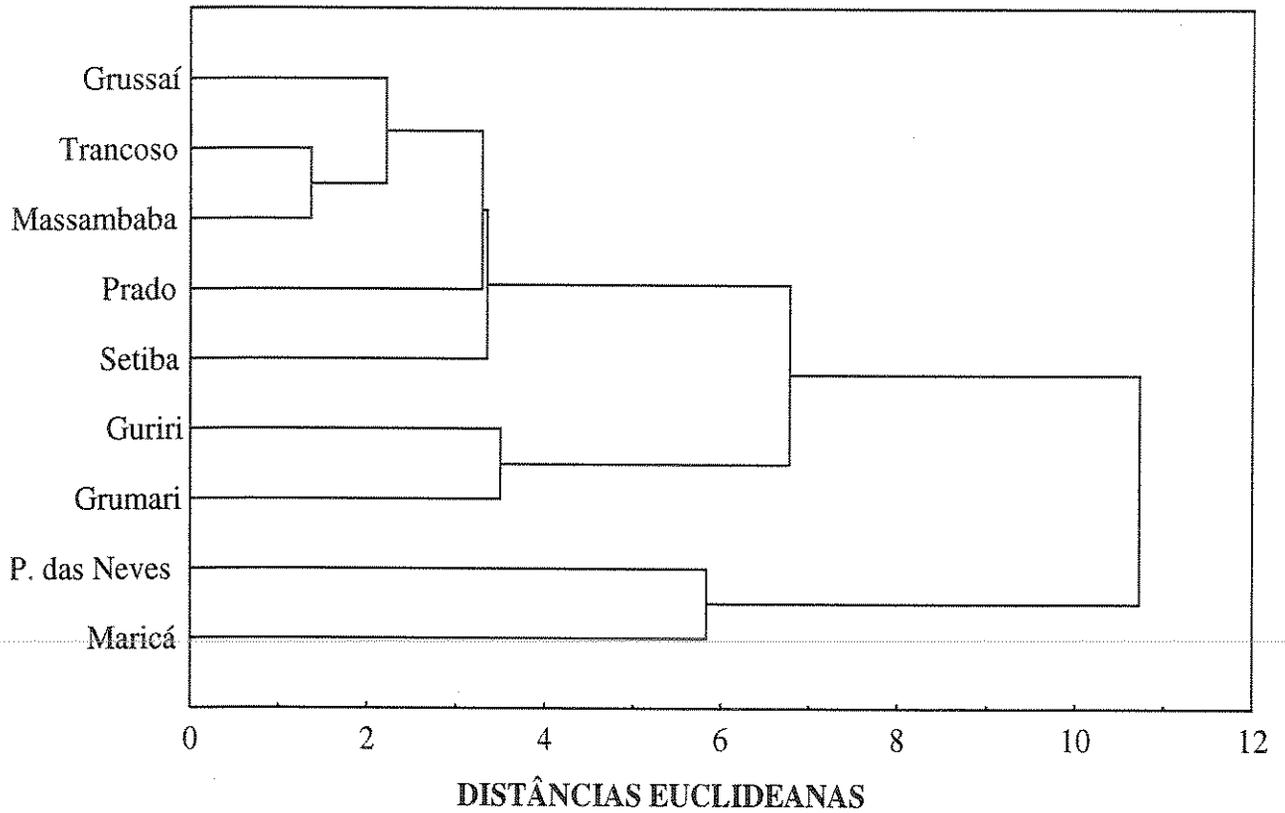


Figura 1: Diagrama da Análise de Agrupamento para nove populações de *Tropidurus torquatus* em áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtida pelo método de Distâncias Euclidianas (UPGMA), utilizando os valores de abundância média das espécies de nematódeos associados.

Tabela 6: Sumário dos valores da estatística das relações entre a riqueza de nematódeos e a intensidade da infecção (valores transformados para \log_{10}) pelos helmintos e o comprimento rostro-cloacal dos lagartos (CRC, em mm) para *Tropidurus torquatus* em nove áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtidas por Análise de Regressão simples, onde são mostrados o CRC (representado pela média \pm 1 desvio-padrão) e o tamanho da amostra entre parênteses e os valores de r^2 e da probabilidade (p). Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

População	Riqueza X CRC*			Intensidade (\log_{10}) X CRC*		
Grussaí (61,4 \pm 11,8)	$r^2 = 0,198$	p < 0,05	(30)	$r^2 = 0,416$	p < 0,001	(29)
P. das Neves (71,8 \pm 13,8)	$r^2 = 0,022$	p = 0,437	(30)	$r^2 = 0,320$	p < 0,01	(30)
Setiba (60,6 \pm 9,4)	$r^2 = 0,095$	p = 0,097	(30)	$r^2 = 0,374$	p < 0,001	(30)
Guriri (72,8 \pm 15,4)	$r^2 = 0,431$	p < 0,001	(26)	$r^2 = 0,088$	p = 0,149	(25)
Trancoso (57,5 \pm 11,1)	$r^2 = 0,287$	p < 0,001	(42)	$r^2 = 0,351$	p < 0,001	(42)
Prado (64,4 \pm 10,7)	$r^2 = 0,016$	p = 0,507	(30)	$r^2 = 0,118$	p = 0,063	(30)
Grumari (66,1 \pm 20,6)	$r^2 = 0,515$	p < 0,001	(24)	$r^2 = 0,182$	p = 0,087	(17)
Maricá (69,2 \pm 11,0)	$r^2 = 0,177$	p < 0,05	(30)	$r^2 = 0,362$	p < 0,001	(30)
Massambaba (59,1 \pm 12,3)	$r^2 = 0,178$	p < 0,05	(30)	$r^2 = 0,291$	p < 0,01	(30)

* para a riqueza foram consideradas apenas as espécies de nematódeos e para a intensidade da infecção foram consideradas todas as espécies de helmintos

Tabela 7: Sumário dos valores da estatística da relação entre o fator de condição corpórea (FC) dos lagartos (resíduos da relação do comprimento rostro-cloacal X massa corpórea) e a intensidade da infecção (valores transformados para \log_{10}) pelas espécies de helmintos para *Tropidurus torquatus* em nove áreas de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtida por Análise de Regressão simples, onde são mostrados o tamanho da amostra entre parênteses e os valores de r^2 e da probabilidade (p).

População	FC X Intensidade (\log_{10})*		
Grussaí	$r^2 = 0,0$	$p = 0,973$	(29)
Praia das Neves	$r^2 = 0,011$	$p = 0,586$	(30)
Setiba	$r^2 = 0,035$	$p = 0,329$	(29)
Guriri	$r^2 = 0,006$	$p = 0,715$	(24)
Trancoso	$r^2 = 0,010$	$p = 0,515$	(44)
Prado	$r^2 = 0,004$	$p = 0,741$	(29)
Grumari	$r^2 = 0,153$	$p = 0,121$	(17)
Maricá	$r^2 = 0,002$	$p = 0,803$	(30)
Massambaba	$r^2 = 0,004$	$p = 0,735$	(29)

* consideradas todas as espécies de helmintos

Tabela 8: Sumário dos valores da estatística da diferença entre as riquezas das infracomunidades de nematódeos de machos e fêmeas de *Tropidurus torquatus* em nove populações de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtida por Análise de Variância (Anova) para um fator, onde são mostrados os valores de F e de p. Os valores de riqueza das espécies de nematódeos estão representados pela média \pm 1 desvio-padrão e o tamanho da amostra está entre parênteses. Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

População	Riqueza	Valores da Estatística
Grussaí	M: 2,4 \pm 1,0 (16)	$F_{1,28} = 0,028$ $p = 0,868$
	F: 2,4 \pm 0,8 (14)	
Praia das Neves	M: 3,0 \pm 0,5 (17)	$F_{1,28} = 2,333$ $p = 0,138$
	F: 2,6 \pm 0,9 (13)	
Setiba	M: 1,8 \pm 0,9 (08)	$F_{1,28} = 4,031$ $p = 0,054$
	F: 2,6 \pm 1,1 (22)	
Guriri	M: 1,5 \pm 0,8 (14)	$F_{1,24} = 0,087$ $p = 0,771$
	F: 1,4 \pm 0,7 (12)	
Trancoso	M: 2,6 \pm 1,2 (17)	$F_{1,42} = 0,474$ $p = 0,495$
	F: 2,3 \pm 1,2 (27)	
Prado	M: 2,2 \pm 1,0 (19)	$F_{1,28} = 0,291$ $p = 0,594$
	F: 1,9 \pm 1,5 (11)	
Grumari	M: 0,9 \pm 0,9 (15)	$F_{1,22} = 0,037$ $p = 0,850$
	F: 1,0 \pm 0,7 (09)	
Maricá	M: 3,0 \pm 0,6 (13)	$F_{1,28} = 4,428$ $p < 0,05$
	F: 2,4 \pm 0,9 (17)	
Massambaba	M: 1,5 \pm 0,5 (11)	$F_{1,28} = 0,065$ $p = 0,801$
	F: 1,5 \pm 0,8 (19)	

Tabela 9: Sumário dos valores da estatística da diferença entre as intensidades de infecção (valores transformados para \log_{10}) pelos helmintos em machos e fêmeas de *Tropidurus torquatus* em nove populações de restinga na costa sudeste e sul-nordeste brasileira, obtida por Análise de Variância (Anova) para um fator, onde são mostrados os valores de F e de p. Os valores de intensidade da infecção estão representados pela média \pm 1 desvio-padrão e o tamanho da amostra está entre parênteses. Os valores significativos de “p” estão destacados em negrito.

População	Intensidade da Infecção (\log_{10})	Valores da Estatística	
Grussaí	M: 26,5 \pm 17,1 (16)	$F_{1,27} = 2,411$	p = 0,132
	F: 18,0 \pm 12,0 (14)		
Praia das Neves	M: 42,1 \pm 21,5 (17)	$F_{1,28} = 2,958$	p = 0,097
	F: 28,4 \pm 21,7 (13)		
Setiba	M: 16,5 \pm 12,0 (08)	$F_{1,28} = 0,235$	p = 0,632
	F: 19,2 \pm 13,8 (22)		
Guriri	M: 8,6 \pm 6,6 (14)	$F_{1,24} = 0,046$	p = 0,833
	F: 9,2 \pm 7,6 (12)		
Trancoso	M: 14,9 \pm 10,5 (17)	$F_{1,42} = 4,013$	p = 0,052
	F: 9,1 \pm 8,5 (27)		
Prado	M: 16,5 \pm 9,6 (19)	$F_{1,28} = 0,619$	p = 0,438
	F: 13,8 \pm 8,1 (11)		
Grumari	M: 4,3 \pm 6,7 (15)	$F_{1,22} = 0,369$	p = 0,550
	F: 2,9 \pm 3,0 (09)		
Maricá	M: 37,6 \pm 17,0 (13)	$F_{1,28} = 3,040$	p = 0,092
	F: 24,8 \pm 22,0 (17)		
Massambaba	M: 16,1 \pm 9,5 (11)	$F_{1,28} = 9,749$	p < 0,01
	F: 7,5 \pm 5,6 (19)		

DISCUSSÃO

Composição das comunidades de helmintos

As comunidades de nematódeos associados a populações de *Tropidurus torquatus* de restinga do presente estudo estão compostas por espécies generalistas, que utilizam outras espécies de lagartos, pertencentes a diferentes famílias, como hospedeiros (e.g. *Ameiva ameiva*: Ribas *et al.*, 1998; *Cnemidophorus littoralis*: Ribas *et al.*, 1995, Vrcibradic *et al.*, 2000a; *C. nativo*: Menezes, 2003; *Mabuya agilis* e *M. macrorhyncha*: Vrcibradic, 2001, Vrcibradic *et al.*, 2002a,b; *M. frenata*: Vrcibradic *et al.*, 1999; *L. lutzae*: Rodrigues, 1992, Rocha, 1995; *Tropidurus spinulosus*: Vicente, 1981, Vicente *et al.*, 1993; *T. itambere*: Van Sluys *et al.*, 1994; *T. hispidus*: Prieto, 1980; *T. melanopleurus*: Roca, 1997 e *E. nanuzae*: Fontes *et al.*, no prelo).

As espécies de Cestoda e de Trematoda encontradas infectando os indivíduos de *T. torquatus* das populações de restinga deste estudo tiveram elevados índices de prevalência e de intensidade da infecção (Trematoda ausente apenas na restinga de Massambaba), indicando que ambos os grupos de helmintos constituem parasitas importantes dessa espécie de tropidurídeo ao longo de sua distribuição na costa brasileira. A ocorrência do cestódeo *Oochoristica ameivae* foi constatada para as duas espécies de *Mabuya* simpátricas a *T. torquatus* nas restingas de Grumari (*M. agilis*: Vrcibradic *et al.*, 2002a), de Grussaí e de Praia das Neves (*M. agilis* e *M. macrorhyncha*: Vrcibradic *et al.*, 2002b). A mesma espécie de Cestoda também foi registrada para o teídeo *Cnemidophorus littoralis* na restinga de Guaratiba (Menezes, 2003), também localizada no município de Prado, e próximo à área onde foram amostrados os exemplares de *T. torquatus* utilizados neste estudo. É provável, portanto, que a espécie de Cestoda encontrada associada às populações de *T. torquatus* de restinga seja *O. ameivae*. Da mesma forma, o trematódeo registrado para as comunidades componentes das populações de *T. torquatus* deste

estudo pode pertencer à espécie *Mesocoelium monas*, cuja ocorrência já foi constatada para *T. torquatus* em Maricá (Rodrigues *et al.*, 1990).

O nematódeo *Hexametra boddaerti* ocorreu apenas em três das nove populações de *T. torquatus* de restinga, sempre em estágio larvar e com baixas prevalências e intensidades de infecção. Essa espécie de nematódeo só atinge o estágio adulto quando infecta seus hospedeiros definitivos, as serpentes (Sprent, 1978; Vicente *et al.*, 1993; Vrcibradic *et al.*, 2000a). Portanto, *T. torquatus* pode constituir um hospedeiro acidental ou paratênico para *H. boddaerti* nas restingas de Trancoso, de Prado e de Maricá, mas os baixos índices de infecção dos lagartos apontam mais fortemente para uma infecção acidental. Essa idéia é reforçada pelo fato de que, nas populações de restinga onde *H. boddaerti* também infecta *M. agilis* e *M. macrorhyncha*, seus hospedeiros paratênicos, as taxas de infecção são comparativamente mais altas (Vrcibradic, 2001; Vrcibradic *et al.*, 2002b) do que as obtidas para *T. torquatus*. Provavelmente, as espécies de *Mabuya* têm maior suscetibilidade à infecção por *H. boddaerti* e/ou constituem as presas preferenciais das espécies de serpentes que são os hospedeiros definitivos desse nematódeo (Vrcibradic *et al.*, 2000a). Além disso, em duas das três restingas onde foi registrada a infecção de *M. agilis* e *M. macrorhyncha* por *H. boddaerti* (Grussaí e Setiba) (Vrcibradic, 2001) não foi constatada a presença do nematódeo nos indivíduos de *T. torquatus*.

Subulura lacertilia foi descrita recentemente ao ser encontrada infectando o tropidurídeo *Eurolophosaurus nanuzae* (= *Tropidurus nanuzae*, Frost *et al.*, 2001) na Serra do Cipó, em Minas Gerais (Vicente *et al.*, 2000), com elevadas taxas de prevalência e de intensidade da infecção (Fontes *et al.*, no prelo). Sua ocorrência nos indivíduos de *T. torquatus* das populações de Guriri e de Prado constituem o primeiro registro do nematódeo para *T. torquatus*. Contudo, Vrcibradic *et al.* (2000a) encontraram uma espécie não identificada de *Subulura* na população de *T. torquatus* de Jurubatiba e que não se sabe se é *S. lacertilia*. Entretanto, os autores tratam a

presença dessa espécie de *Subulura* como acidental, uma vez que apenas um indivíduo estava infectado (Vrcibradic *et al.*, 2000a). No presente estudo, por outro lado, os dados indicam que *T. torquatus* constitui um hospedeiro legítimo e, provavelmente, o hospedeiro específico de *S. lacertilia* nessas áreas de restinga, pois não existem registros da ocorrência desse nematódeo nas comunidades componentes das duas espécies simpátricas de *Mabuya*. Embora *S. lacertilia* tenha sido registrada para a população do teídeo *C. nativo* da restinga de Guaratiba (Menezes, 2003), as taxas de infecção foram inferiores às obtidas para *T. torquatus*. A ocorrência de *S. lacertilia* nas comunidades de nematódeos das populações de *T. torquatus* de Guriri e Prado e da população de *C. nativo* de Guaratiba amplia a distribuição geográfica da espécie para o leste do Brasil, abrangendo a região costeira do estado do Espírito Santo e do extremo sul da Bahia.

As taxas de infecção registradas para o nematódeo *Skrjabinellazia intermedia* em *T. torquatus* foram baixas. Na restinga de Trancoso, foi encontrado apenas um indivíduo de *S. intermedia* em um único lagarto, o que poderia indicar que a ocorrência desse nematódeo em *T. torquatus* seja acidental. Porém, na população de Setiba foram constatados dois lagartos infectados com um e com 47 indivíduos, respectivamente, sugerindo que *T. torquatus* constitua um hospedeiro legítimo para *S. intermedia* nessas áreas. Essa idéia é reforçada pelo fato de que *S. intermedia* também foi encontrada parasitando indivíduos de *T. torquatus* na restinga de Jurubatiba (Vrcibradic *et al.*, 2000a), com prevalência e intensidade da infecção relativamente altas. Entretanto, a possibilidade de infecção acidental de *T. torquatus* por *S. intermedia* nas populações de Trancoso e Setiba deve ser considerada enquanto não forem realizados estudos complementares nessas localidades. Além de *T. torquatus*, *S. intermedia* já foi registrada infectando *T. spinulosus* (Vicente, 1981; Vicente *et al.*, 1993) e *T. hispidus* e/ou *T. hygomi* [não se sabe com certeza qual é a espécie em questão, pois os lagartos foram identificados como *T. torquatus* (Vicente, 1981) mas, posteriormente, foi verificado através da revisão de Rodrigues

(1987) que os indivíduos analisados pertencem às espécies *T. hispidus* ou *T. hygomi*, ou a ambas (Vrcibradic *et al.*, 2000a)]. Na restinga de Guaratiba, em Prado, foi constatada a infecção de um indivíduo de *C. nativo* por um indivíduo de *S. intermedia*, provavelmente um caso de infecção acidental (Menezes, 2003). Os dados do presente estudo, aliados às informações da literatura, sugerem que *T. torquatus* seja o hospedeiro específico de *S. intermedia* nessas áreas de restinga, embora esse nematódeo possa ser considerado uma espécie de ocorrência rara dentro da fauna de helmintos de *T. torquatus* dessas localidades.

As espécies *P. lutzi* e *P. retusa* ocorreram juntas nas comunidades de nematódeos de sete das nove populações de *T. torquatus* estudadas, tendência já observada por outros autores (Vicente, 1981; Ribas *et al.*, 1998). *Physaloptera lutzi* foi sempre a espécie dominante, principalmente em termos de intensidade da infecção, cuja média chegou a ser até cinco vezes maior do que em *P. retusa* (em Grumari, *P. lutzi* teve prevalência inferior à registrada para *P. retusa*, mas sua intensidade da infecção foi o dobro). Na maior parte das vezes em que foi registrada a ocorrência de *P. retusa*, os indivíduos estavam sempre acompanhados dos nematódeos de *P. lutzi*, indicando que a presença de uma espécie não exclui a da outra. Assim como foi constatado para a população de Jurubatiba (Vrcibradic *et al.*, 2000a) e da restinga de Linhares (Van Sluys *et al.*, 1997), os dados obtidos neste estudo sugerem que *T. torquatus* seja o hospedeiro específico de *P. lutzi* nessas áreas ao longo da costa. Para *P. retusa*, *T. torquatus* aparentemente é o hospedeiro secundário, pois a espécie hospedeira específica é *C. littoralis* (Ribas *et al.*, 1995; Vrcibradic *et al.*, 2000a) e, provavelmente, *C. nativo* (Menezes, 2003).

A outra espécie encontrada predominantemente no estômago, *Physalopteroides venancioi*, já foi observada em outras espécies de lagartos (*M. macrorhyncha* e *M. agilis*: Vrcibradic, 2001, Vrcibradic *et al.*, 2000a,b; *A. ameiva*: Vrcibradic *et al.*, 2000b; *C. nativo*: Menezes, 2003), incluindo *T. torquatus* (Vrcibradic *et al.*, 2000a). Esse nematódeo ocorreu em cinco das nove

populações de *T. torquatus*, com prevalências baixas e intensidades de infecção nunca superiores aos valores registrados para *P. lutzi* e *P. retusa*, um forte indício de que *T. torquatus* constitua um hospedeiro secundário para *P. venancioi*, assim como parece ocorrer para as demais espécies de lagartos onde sua presença foi detectada. *Physalopteroides venancioi* é conhecido por infectar anuros (Baker, 1987 *apud* Vrcibradic *et al.*, 2000a) e, portanto, é possível que o hospedeiro específico desse nematódeo seja uma das espécies de anfíbios que ocorrem nessas áreas de restinga (Vrcibradic *et al.*, 2000a). Essa idéia é reforçada pelas baixas taxas de infecção registradas para *P. venancioi*, não apenas em *T. torquatus*, como também nas duas espécies de *Mabuya* que ocorrem simpatricamente nessas áreas (Vrcibradic, 2001).

Parapharyngodon sceleratus foi a única espécie de nematódeo presente nas comunidades componentes de *T. torquatus* em todas as áreas de restinga deste estudo, ocorrendo exclusivamente no intestino dos lagartos, principalmente no intestino grosso. A outra espécie, *S. oscari*, só não foi registrada para a população de Guriri e, embora tenha sido predominante no intestino, foi encontrada infectando o estômago dos lagartos em algumas populações, embora as frequências de ocorrência tenham sido muito baixas. À exceção das restingas de Grussaí e de Prado, nas outras seis populações em que *S. oscari* e *P. sceleratus* ocorreram juntas, uma delas sempre predominou (*S. oscari* em cinco populações). A única ocasião em que isso não ocorreu foi na restinga de Prado, onde as duas espécies tiveram baixas prevalência e intensidade de infecção e *S. lacertilia* foi a espécie dominante. Porém, diferente do que ocorreu com *P. lutzi* e *P. retusa* no estômago, poucas vezes *S. oscari* e *P. sceleratus* ocorreram juntas no mesmo indivíduo hospedeiro: a frequência com que uma delas ocorreu sozinha foi sempre superior a 80% nas diferentes comunidades componentes.

A ausência de *S. oscari* nas populações de *M. agilis* (exceto em Maricá) e de *M. macrorhyncha* (Vrcibradic, 2001), simpátricas a *T. torquatus* nas áreas de restinga, reforça os

dados obtidos para o presente estudo, que apontam para a especificidade desse tropidurídeo como hospedeiro de *S. oscari* ao longo das populações costeiras, semelhante ao que foi constatado para a restinga de Jurubatiba (Vrcibradic *et al.*, 2000a). O nematódeo *P. sceleratus*, por sua vez, constitui uma espécie secundária na fauna de helmintos de *T. torquatus*, ocorrendo com maiores taxas de infecção nas populações simpátricas de *M. agilis* (Vrcibradic, 2001). Além disso, esse nematódeo também foi registrado para outras espécies de lagartos, em diferentes ambientes (Rodrigues, 1992; Van Sluys *et al.*, 1994; Ribas *et al.*, 1995, 1998; Roca, 1997; Vrcibradic *et al.*, 1999; Fontes *et al.*, no prelo), o que pode estar, em parte, relacionado a uma distribuição geográfica consideravelmente ampla de *P. sceleratus* na América do Sul (Vrcibradic, 2001).

Dentre as espécies registradas para as diversas comunidades componentes de *T. torquatus* de restinga, *P. lutzii*, *P. retusa*, *S. oscari* e *P. sceleratus* (esta última em uma menor escala) puderam ser identificadas como espécies “core” (ocorreram em mais de 50% dos hospedeiros) (*sensu* Aho, 1990) em pelo menos uma das áreas estudadas, uma vez que nenhuma delas atingiu esse *status* em todas as comunidades componentes onde ocorreu. As demais espécies de nematódeos, exceto *H. boddaertii*, cuja infecção foi acidental, constituem espécies secundárias, que foram registradas em apenas algumas das populações de *T. torquatus*, com baixas taxas de infecção.

Estrutura das comunidades componentes

Nas comunidades componentes do presente estudo foi observada uma tendência à segregação no uso dos sítios de infecção pelos nematódeos, com espécies ocorrendo predominantemente no estômago (*P. lutzii*, *P. retusa* e *P. venancioi*), no intestino (*P. sceleratus*, *S. oscari*, *S. lacertilia* e *S. intermedia*) e na cavidade corpórea (*H. boddaertii*). Entretanto, em todas as comunidades componentes foram constatadas sempre duas espécies de nematódeos, pelo

menos, ocupando o estômago e o intestino dos lagartos, embora uma delas sempre predominasse em relação às demais. No caso do estômago, as espécies freqüentemente ocorreram juntas na mesma infracomunidade e, no caso do intestino, uma delas ocorreu sozinha, na maioria das vezes. É conhecido que espécies de helmintos podem interagir, de maneira positiva ou negativa, dentro das infracomunidades às quais pertencem (Sousa, 1994). Portanto, seria possível sugerir que a presença de *P. retusa* pudesse estar sendo facilitada pela presença de *P. lutzi*, enquanto no intestino estivesse ocorrendo algum tipo de interação negativa entre *S. oscar* e *P. sceleratus* (e.g. competição pelo espaço e/ou alimento de forma direta ou por interferência) (ver Sousa, 1994). Entretanto, é precipitado inferir a existência de interações entre diferentes espécies de helmintos em suas infracomunidades utilizando apenas dados de campo e sem a realização de testes experimentais adequados, pois várias conclusões equivocadas podem ser tiradas (Janovy *et al.*, 1992; Sousa, 1994; Simberloff & Moore, 1997). Além disso, sempre que uma espécie ocorria sozinha em um hospedeiro, o sítio de infecção não era alterado, isto é, a espécie não passava a ocupar outro nicho, mesmo que ele estivesse vago, demonstrando uma certa especificidade ou preferência pelo sítio de infecção normalmente utilizado.

Dentre as espécies de nematódeos encontradas infectando *T. torquatus* ao longo das populações de restinga, a maioria (*P. lutzi*, *P. retusa*, *P. venancioi* e *S. lacertilia*) têm ciclo de vida heteroxênico, dependendo de um hospedeiro intermediário, freqüentemente um inseto, para que possam infectar seus hospedeiros definitivos (Anderson, 1992; Goldberg *et al.*, 1998; Vrcibradic, 2001). Portanto, as elevadas taxas de prevalência e de intensidade da infecção de *P. lutzi* e *P. retusa*, bem como a tendência dessas espécies a ocorrerem juntas no mesmo indivíduo hospedeiro podem estar relacionadas à composição da dieta de *T. torquatus*. Provavelmente, esses lagartos utilizam como presas principais os insetos que são os hospedeiros intermediários desses nematódeos. Em contrapartida, as baixas taxas de infecção registradas para as demais

espécies de nematódeos (*P. venancioi* e *S. lacertilia*) podem resultar da menor frequência de ingestão dos insetos que seriam os hospedeiros intermediários desses parasitas. Certamente, a análise da composição das dietas das diferentes populações de *T. torquatus* de restinga será fundamental para confirmar as prováveis relações existentes entre a dieta dos lagartos e a fauna de nematódeos associados.

As demais espécies de nematódeos que infectam *T. torquatus* (*P. sceleratus*, *S. oscari* e *S. intermedia*) têm ciclo de vida monoxênico, isto é, não necessitam de hospedeiros intermediários para completar seu ciclo de desenvolvimento e a infecção ocorre através da ingestão direta dos ovos no ambiente (Olsen, 1974; Anderson, 1992; Vrcibradic *et al.*, 1999; Vrcibradic, 2001). As altas taxas de prevalência de parasitas monoxênicos em lagartos forrageadores ativos têm sido relacionadas aos hábitos de forrageamento desses lagartos que, ao se deslocarem ativamente no ambiente, dardejando a língua, e ao tentar ingerir uma presa que esteja sobre o solo ou em meio ao folhíço, estariam mais propensos a encontrar e ingerir os ovos desses nematódeos (Ribas *et al.*, 1998; Vrcibradic, 2001). Porém, além das altas taxas de infecção por espécies heteroxênicas como *P. lutzi* e *P. retusa*, os indivíduos de *T. torquatus* das populações de restinga deste estudo, que são forrageadores de espreita, foram fortemente infectados por pelo menos uma espécie de nematódeo com ciclo de vida monoxênico, fato que provavelmente está relacionado ao microhabitat utilizado pelos lagartos, associado aos seus hábitos alimentares. Em áreas de restinga, *T. torquatus* é um lagarto predominantemente terrícola, encontrado principalmente sobre o folhíço ou areia nua, à beira ou no interior das moitas (Teixeira Filho *et al.*, 1996; obs. pess.). Portanto, mesmo sendo um forrageador de espreita, os indivíduos de *T. torquatus* têm grandes chances de ingerir ovos de nematódeos quando capturam uma presa que esteja sobre o chão. Essa idéia é reforçada pelas elevadas frequências com que são encontradas partículas de folhíço e, principalmente, grãos de areia em meio ao conteúdo estomacal desses lagartos (obs. pess.).

As comunidades de parasitas respondem, basicamente, a dois componentes principais: o componente evolutivo e o componente proximal (Bush *et al.*, 1990; Janovy *et al.*, 1992). A simples presença de uma determinada espécie de parasita em uma espécie de hospedeiro constitui o componente evolutivo, que mostra que as necessidades do parasita e as propriedades fisiológicas e bioquímicas do hospedeiro são compatíveis, embora não sejam, necessariamente, resultado de um processo coevolutivo. O componente proximal diz respeito aos fatores que controlam a possibilidade do encontro entre parasita e hospedeiro e, portanto, a estrutura da comunidade componente, e constituem os fatores ecológicos (Janovy *et al.*, 1992). Desse modo, a menos que se consiga comprovar as interações entre as espécies parasitas de modo experimental, essas interações permanecerão como hipotéticas, e os fatores responsáveis pela estrutura das comunidades em questão deverão ser procurados nas condições do ambiente local, incluindo o ambiente interno do hospedeiro, que influencia as populações individuais das espécies de parasitas (Janovy *et al.*, 1992). Os resultados do presente estudo estão de acordo com essas proposições, pois parece realmente haver relação entre a abundância das espécies de nematódeos das comunidades componentes de *T. torquatus* e as características do ambiente local (ocorrência e/ou disponibilidade de hospedeiros intermediários) e do ciclo de vida dos parasitas (*e.g.* ciclo monoxênico e heteroxênico) e dos hospedeiros (*e.g.* modo de forrageamento, composição da dieta, uso do microhabitat). Além disso, a ausência de algumas espécies como *S. intermedia* e *S. lacertilia* na maior parte das populações de *T. torquatus* pode estar relacionada a diferentes fatores que reconhecidamente afetam a ocorrência ou não de um parasita em uma comunidade componente (Aho, 1990; Bush *et al.*, 1990; Sousa, 1994; Gregory, 1997; Simberloff & Moore, 1997; Poulin & Morand, 2000), tais como a distribuição geográfica das espécies de nematódeos, que não inclui essas áreas de restinga, a não inclusão dos hospedeiros intermediários de *S. lacertilia* na dieta de *T. torquatus* ou o ciclo monoxênico de *S. intermedia*.

Variação geográfica na composição e estrutura das comunidades de nematódeos

O número de espécies de nematódeos por indivíduo hospedeiro variou entre um e seis, mas em todas as populações a maioria dos lagartos abrigava predominantemente de uma a três espécies, embora as proporções variassem ao longo das restingas. Assim, em populações como Grumari e Massambaba a abundância dos parasitas era muito baixa e cerca de 60 a 70% dos indivíduos infectados tinham apenas uma espécie de nematódeo na infracomunidade, resultando nos menores índices de diversidade registrados ao longo das diferentes populações. Em contrapartida, na maioria das populações restantes a maior parte dos lagartos (cerca de 55 a 86%) hospedava entre duas e três espécies de nematódeos (predominantemente três) e, para aquelas que possuíam as maiores abundâncias de parasitas, foram obtidos os maiores índices de diversidade média das infracomunidades. As diferenças significativas entre esses índices de diversidade média encontradas ao longo das populações de restinga de *T. torquatus* se devem a essas variações na abundância e no número de espécies de nematódeos por hospedeiro. Portanto, nas comunidades componentes com menor número de espécies de nematódeos os indivíduos tendem a ser infectados por apenas uma ou duas espécies, frequentemente uma. Nas comunidades componentes mais ricas, os lagartos abrigam um número maior de espécies, predominantemente duas ou três. Então, quanto maior a diversidade da comunidade componente, maior a possibilidade de que a infracomunidade também seja mais diversa, conforme foi demonstrado neste estudo pela relação positiva e significativa existente entre os índices de diversidade média da infracomunidade e os índices de diversidade geral das comunidades componentes das populações litorâneas de *T. torquatus* de restinga. Assim, as infracomunidades de nematódeos tendem a constituir amostras da comunidade componente local ("pool" de espécies), determinadas através de interações bióticas e fatores estocásticos (Aho, 1990; Simberloff & Moore, 1997), de modo semelhante ao encontrado para as espécies de lagarto do gênero *Anolis*

nas Antilhas (Dobson & Pacala, 1992; Dobson *et al.*, 1992).

As comunidades de nematódeos das populações de *T. torquatus* de restinga distribuídas ao longo da costa brasileira tiveram pouca variação geográfica em termos de composição de espécies. Quatro das sete espécies (*P. lutzi*, *P. retusa*, *S. oscar* e *P. venancioi*), consideradas “core”, ocorreram em todas ou em quase todas as comunidades componentes e constituíram um núcleo básico junto ao qual outras espécies poderiam estar ou não presentes. Essa tendência foi corroborada pelos índices de similaridade qualitativa das populações de *T. torquatus*, cujos altos valores obtidos para grande parte das comparações entre restingas indicaram que a maioria das espécies de nematódeos se repetiu ao longo das diferentes comunidades componentes. A principal variação geográfica detectada para as comunidades de nematódeos das populações de *T. torquatus* deste estudo esteve relacionada, na realidade, à estrutura das comunidades, isto é, à abundância e à intensidade com que os indivíduos das diferentes espécies de nematódeos ocorreram nas infracomunidades e, conseqüentemente, nas comunidades componentes. Os baixos valores obtidos para a maioria dos índices de similaridade quantitativa entre as comunidades de nematódeos confirmaram essa variação geográfica demonstrando que, apesar da forte tendência à ocorrência das mesmas espécies de nematódeos ao longo das diferentes populações, a abundância dessas espécies diferiu entre elas. Entretanto, essa não foi a regra geral, pois a análise de agrupamento revelou que três populações de *T. torquatus* (Trancoso, Massambaba e Grussaí) foram agrupadas pela semelhança nos índices de similaridade quantitativos, cujos valores foram os mais elevados. Essas populações também tiveram índices de similaridade qualitativa altos (o par Trancoso - Massambaba e o par Grussaí - Massambaba), significando que as três comunidades componentes tendem a ter várias espécies em comum, cujas abundâncias também são muito semelhantes. Os demais grupos detectados pela análise de agrupamento foram formados pelos pares Praia das Neves/Maricá e Guriri/Grumari, em função

das semelhanças nos índices de diversidade (abundância de espécies e número de espécies por hospedeiro). Entretanto, no primeiro grupo, as semelhanças se deram por conta dos valores elevados dessas variáveis (comunidades de helmintos mais diversas) e, no segundo, elas ocorreram em consequência dos baixos valores, isto é, da baixa diversidade das espécies de nematódeos que compõem a fauna de helmintos dessas populações. Vrcibradic (2001) encontrou um padrão semelhante para as espécies de *Mabuya* que ocorrem em simpatria a *T. torquatus* ao longo dessas áreas de restinga, com forte tendência à similaridade em termos de composição das comunidades de nematódeos, mas com variação geográfica na estrutura dessas comunidades.

A comunidade componente da população de *T. torquatus* da restinga de Grumari teve o menor índice de diversidade dentre todas as áreas deste estudo, o que pode estar relacionado à distribuição geográfica de *T. torquatus* ao longo das áreas de restinga da costa. Segundo a teoria de habitats “típicos” e “marginais” (Aho, 1990; Biserkov & Kostadinova, 1998), as características das faunas de helmintos de uma espécie de hospedeiro podem variar entre as populações que ocupam os ambientes típicos e marginais ao longo de sua distribuição geográfica.

A restinga de Grumari corresponde ao extremo sul da distribuição geográfica de *T. torquatus* no litoral brasileiro, constituindo teoricamente um habitat marginal para essa espécie, o que poderia explicar a diminuição da riqueza de espécies e da abundância dos nematódeos de sua comunidade componente.

Influência de hospedeiros e parasitas nas taxas de infecção

Dentre as populações de *T. torquatus* estudadas, apenas em Prado não foi observada relação significativa entre o tamanho do corpo do lagarto e os índices de riqueza e de intensidade da infecção, embora o valor da probabilidade para esta última relação tenha sido marginalmente significativo. Para as demais, o tamanho corpóreo dos indivíduos influenciou de modo

significativo pelo menos um dos dois índices de infecção. Portanto, para os lagartos das populações litorâneas de *T. torquatus* o tamanho do corpo constitui um importante fator determinante da carga parasitária do indivíduo, de modo análogo ao previsto pela relação “espécie-área”, segundo a qual quanto maior a área, maior o número de espécies presentes na comunidade (Simberloff & Moore, 1997). Assim, em cada comunidade componente, quanto maior o tamanho do lagarto, maior é o número de espécies e de indivíduos parasitas que ele pode abrigar nos diferentes sítios de infecção disponíveis.

A ausência de relação significativa entre o fator de condição dos lagartos e a intensidade da infecção pelos helmintos em todas as restingas estudadas indica que a ocorrência dessas espécies de parasitas nos indivíduos de *T. torquatus* não afeta a condição corpórea dos hospedeiros, pelo menos em um nível não detectável através do fator de condição.

Adicionalmente, também não foram detectadas lesões ou quaisquer tipos de sinais externos que pudessem servir como indicadores da ocorrência de infecção pelos helmintos. Segundo Dobson *et al.* (1992), parasitas intestinais podem ter baixa virulência. Entretanto, é preciso considerar que uma infecção, muitas vezes, pode afetar de forma negativa a aptidão (“fitness”) de um indivíduo, e ainda assim não apresentar sinais externos visíveis (Gregory & Keymer, 1989).

Diferenças sexuais em relação à intensidade da infecção pelos helmintos foram registradas apenas para a população de *T. torquatus* da restinga de Maricá, onde os machos têm uma carga parasitária maior do que a das fêmeas, mesmo após ser retirado o efeito do tamanho do corpo do lagarto sobre a intensidade da infecção. Essas diferenças podem estar relacionadas à variações sexuais na composição da dieta ou a outros aspectos da ecologia, tais como a intensidade de forrageamento, diferenças na taxa de ingestão de fezes de outros lagartos (coprofagia) ou por diferenças no uso do microhabitat. Poulin (1996) demonstrou para diversas espécies de anfíbios e répteis que o sexo do indivíduo não é um fator importante na composição das comunidades de

helmintos desses grupos, tendência confirmada para várias espécies de lagartos (Rocha, 1995; Roca, 1997; Goldberg *et al.*, 1998; Ribas *et al.*, 1998; Vrcibradic *et al.*, 2000a, 2002a; Vrcibradic, 2001). Entretanto, assim como foi constatado para a população de *T. torquatus* de Maricá deste estudo, diferenças sexuais podem existir para algumas espécies de lagartos e têm sido atribuídas à existência de diferenças em alguns atributos ecológicos de machos e fêmeas relacionados ao ambiente local onde estão inseridas as populações (Ribas *et al.*, 1995; Vrcibradic *et al.*, 1999, 2000a; Fontes *et al.*, no prelo).

Comparações com outras populações coespecíficas e outras espécies

Os padrões de composição e estrutura das comunidades componentes das populações de *T. torquatus* de restinga deste estudo foram muito semelhantes aos obtidos para a população de Jurubatiba (Vrcibradic *et al.*, 2000a). Nessa área foi registrada uma riqueza de nematódeos maior do que as riquezas encontradas para as populações deste estudo. Por outro lado, o número máximo de espécies de nematódeos por hospedeiro obtido para as populações de restinga do presente estudo (2,8 em Praia das Neves) foi superior ao valor encontrado para Jurubatiba (2,4), assim como ocorreu com os índices de diversidade de sete das nove populações deste estudo (HB médio = 0,212 a 0,648; Jurubatiba = 0,203). Todas as restingas de áreas litorâneas tiveram riqueza de espécies e taxas de infecção superiores às registradas para a população da restinga de Linhares, ES, para a qual foi encontrada apenas uma espécie, *P. lutzi* (Van Sluys *et al.*, 1997). Entretanto, a área de Linhares constitui um fragmento de restinga isolado no meio da Mata Atlântica, o que poderia explicar a baixa diversidade registrada para essa localidade, uma vez que ambientes isolados tendem a ser mais pobres em espécies (Aho, 1990; Simberloff & Moore, 1997). Os resultados obtidos neste estudo para a população da restinga de Maricá foram diferentes daqueles registrados para a mesma restinga em um estudo anterior (Ribas *et al.*, 1998)

cujos autores, apesar de terem encontrado as mesmas espécies de nematódeos, registraram diferentes prevalências para *P. lutzi* e *P. retusa*, ao contrário do presente estudo, onde *P. lutzi* foi dominante. Além disso, a espécie mais prevalente no intestino para a maior parte das populações deste estudo, *S. oscari*, foi a menos prevalente para Ribas *et al.* (1998), que obtiveram taxas muito superiores para *P. sceleratus*. Essas diferenças, entretanto, podem ser explicadas pelo fato de que a amostra do estudo anterior (Ribas *et al.*, 1998) esteve composta por 96 indivíduos, coletados ao longo de vários anos, abrangendo diferentes estações climáticas, o que pode influenciar os resultados obtidos. Por outro lado, em todo esse tempo de trabalho os referidos autores não registraram a ocorrência de *H. boddaertii*, o que reforça a idéia de que os indivíduos dessa espécie encontrados na cavidade corpórea dos lagartos deste estudo resultaram de infecção acidental. Adicionalmente, como não estão disponíveis estudos com variações temporais nas taxas de infecção de helmintos em lagartos, não se sabe em que extensão as diferenças encontradas podem se dever a variações entre anos na composição e estrutura da comunidade de helmintos associados ao lagarto.

Seria interessante realizar um estudo semelhante a este, com várias populações de *T. torquatus* das áreas interioranas para avaliar qual a composição e a estrutura das comunidades de helmintos dessas populações, analisando em que extensão ocorrem variações geográficas entre elas e finalmente, comparando-as com as populações de restinga para ver o grau de similaridade ou diferença entre os dois grupos. Neste caso, seria possível avaliar o efeito da filogenia e do ambiente sobre os padrões de infecção por nematódeos de modo mais direto, uma vez que as populações de restinga parecem ser mais recentes, originárias de um ancestral que habitava áreas de interior, cujas populações diferem das populações litorâneas em várias características, morfológicas e comportamentais (Rodrigues, 1987).

Em relação às demais espécies de tropidurídeos, as populações de *T. torquatus* de áreas

litorâneas têm, de fato, uma fauna de helmintos mais rica e complexa. Entretanto, poucas espécies de tropidurídeos (Rocha, 1995; Van Sluys *et al.*, 1994, 1997) foram avaliadas de modo mais detalhado quanto à composição e estrutura das suas comunidades de parasitas e nenhuma havia sido, até o presente momento, investigada quanto à infecção por helmintos ao longo de sua distribuição geográfica, o que limita parcialmente as comparações. Além disso, a quase totalidade dos estudos foi realizada em áreas de restinga, restringindo as comparações com espécies de outros tipos de ambiente.

Os resultados obtidos no presente estudo para as populações de *T. torquatus* de restinga estão de acordo com os padrões previstos para as faunas de helmintos de anfíbios e répteis, para as quais a especificidade do hospedeiro tem pouca importância na determinação das comunidades componentes, que tendem a ser mais pobres e compostas principalmente por espécies generalistas e não interativas, quando comparadas às faunas de helmintos de outros grupos de vertebrados (Aho, 1990). Porém, considerando somente os lagartos, é possível afirmar que as populações de *T. torquatus* de restinga têm comunidades componentes mais ricas e abundantes do que várias espécies estudadas até o momento (Ribas *et al.*, 1995, 1998; Roca, 1997; Vrcibradic *et al.*, 1999, 2000a; 2002a, 2002b; Vrcibradic, 2001; Menezes, 2003; Fontes *et al.*, no prelo), o que pode estar relacionado, em parte, à sua ampla distribuição geográfica. Espécies que têm distribuição geográfica mais extensa tendem a possuir comunidades componentes mais ricas porque o hospedeiro pode entrar em contato com um maior número de hospedeiros intermediários, aumentando a gama de espécies de parasitas passíveis de infectá-lo (Gregory, 1997; Simberloff & Moore, 1997). Essa elevada riqueza e diversidade das comunidades de nematódeos constatada para *T. torquatus*, uma espécie forrageadora de espreita, refuta a idéia de Aho (1990) de que forrageadores ativos tendem a abrigar uma fauna de parasitas mais rica. Na realidade, os dados do presente estudo reforçam a idéia de que *T. torquatus* funcione como uma espécie-chave ou

“core” para a comunidade de helmintos das restingas onde ocorre e que sua presença seja fundamental para manter a riqueza e a complexidade estrutural dessas comunidades (Ribas *et al.*, 1998; Vrcibradic *et al.*, 2000a; Vrcibradic, 2001).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- As comunidades de helmintos das populações de *Tropidurus torquatus* de restinga estiveram compostas por, pelo menos, oito espécies. As espécies de nematódeos (*Physaloptera lutzi*, *P. retusa*, *Physalopteroides venancioi*, *Parapharyngodon sceleratus*, *Strongyluris oscari*, *Subulura lacertilia*, *Skrjabinellazia intermedia* e *Hexametra boddaertii*) são generalistas e já foram registradas para outras espécies de lagartos;
- A presença do nematódeo *H. boddaertii* em três comunidades componentes foi considerada infecção acidental, pois essa espécie é parasita de serpentes e não completa seu ciclo de vida em lagartos. Os nematódeos *P. lutzi*, *P. retusa*, *P. sceleratus* e *S. oscari* são as espécies mais comuns em todas as comunidades componentes (espécies “core”);
- As espécies de nematódeos utilizaram diferentes nichos dentro do corpo do hospedeiro, sendo que *P. lutzi* e *P. retusa* ocorreram juntas no estômago na maioria das populações e *S. oscari* e *P. sceleratus* ocorreram quase sempre isoladas no intestino, embora não seja possível afirmar se existem interações negativas neste último par de espécies. *Subulura lacertilia* também foi registrada no intestino e *P. venancioi* predominantemente no estômago, mas quase sempre com menores prevalências e intensidades de infecção;
- As prevalências e intensidades de infecção das diferentes espécies de nematódeos encontradas nas populações de *T. torquatus* de restinga foram determinadas pelas características do ciclo de vida do parasita (*e.g.* ciclo monoxênico ou heteroxênico), do ambiente (*e.g.* ocorrência e disponibilidade do hospedeiro intermediário) e da ecologia do hospedeiro (*e.g.* modo de forrageamento, dieta e uso do microhabitat);
- As populações de *T. torquatus* que tiveram os maiores índices de diversidade para suas infracomunidades de nematódeos diferiram significativamente daquelas para as quais

esses índices foram os mais baixos;

- O número de espécies por indivíduo hospedeiro variou entre uma e seis. As populações com as infracomunidades mais diversas tiveram um maior número de espécies de nematódeos por hospedeiro (entre duas e três), enquanto nas mais pobres a predominância era de um nematódeo por lagarto;
- A composição das comunidades componentes de *T. torquatus* foi muito semelhante ao longo de suas populações de restinga. A principal variação geográfica constatada entre as faunas de helmintos dessas populações ocorreu em relação à estrutura das comunidades (abundância e intensidade das espécies);
- O tamanho do corpo influencia positiva e significativamente a riqueza de espécies de nematódeos e a intensidade da infecção pelos helmintos mas, a condição corpórea dos lagartos não é afetada pela intensidade da infecção. Machos e fêmeas só diferiram quanto à intensidade da infecção na população da restinga de Maricá;
- Os resultados do presente estudo estão de acordo com os padrões previstos para as faunas de helmintos de anfíbios e répteis em geral, as quais são pobres, compostas por espécies generalistas e não interativas, quando comparadas às faunas de helmintos de outros grupos de vertebrados;
- Em relação a outras espécies de lagartos, *Tropidurus torquatus* têm uma comunidade de helmintos rica e complexa e constitui uma espécie-chave para a comunidade de helmintos das restingas onde ocorre, sendo importante para manter a riqueza e a estrutura dessas comunidades.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHO, J.M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes In: G.W. Esch; A.O. Bush & J.M. Aho (eds.) **Parasite Communities: Patterns and Processes**. Chapman & Hall, New York, NY, pp. 157-195.
- ANDERSON, R.C. 1992. **Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission**. Commonwealth Agricultural Bureaux International, Wallingford, Oxon, U.K.
- BAKER, M.R. 1987. Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles. **Occ. Pap. Biol., Mem. Univ. Newfoundland 11**: 1-325.
- BISERKOV, V. & KOSTADINOVA, A. 1998. Intestinal helminth communities in the green lizard, *Lacerta viridis*, from Bulgaria. **J. Helminthol. 72**: 267-271.
- BUSH, A.O.; AHO, J.M. & KENNEDY, C.R. 1990. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. **Evol. Ecol. 4**: 1-20.
- BUSH, A.O.; LAFFERTY, K.D.; LOTZ, J.M. & SHOSTAK, A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. **J. Parasitol. 83**(4): 575-583.
- CRISTÓFARO, R.; GUIMARÃES, J.F. & RODRIGUES, H.O. 1976. Alguns Nematódeos de *Tropidurus torquatus* (Wied) e *Ameiva ameiva* (L.) - Fauna Helmintológica de Salvador, Bahia. **Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 18**: 65-70.
- DOBSON, A.P. & PACALA, S.W. 1992. The parasites of *Anolis* lizards in the northern Lesser Antilles. II. The structure of the parasite community. **Oecologia 92**: 118-125.
- DOBSON, A.P.; PACALA, S.W.; ROUGHGARDEN, J.D.; CARPER, E.R. & HARRIS, E.A. 1992. The parasites of *Anolis* lizards in the northern Lesser Antilles. I. Patterns of distribution and abundance. **Oecologia 91**: 110-117.
- FONTES, A.F.; VICENTE, J.J.; KIEFER, M.C. & VAN SLUYS, M. no prelo. Parasitism by

helminths in *Eurolophosaurus nanuzae* (Lacertilia: Tropiduridae) in an area of rocky outcrops in Minas Gerais State, Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**.

FROST, D.R.; RODRIGUES, M.T.; GRANT, T. & TITUS, T.A. 2001. Phylogenetics of the Lizard Genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): Direct Optimization, Descriptive efficiency, and Sensitivity Analysis of Congruence Between Molecular Data and Morphology. **Mol. Phylog. and Evol.** 21(3): 352-371.

GOLDBERG, S.R. & BURSEY, C.R. 1989. Helminths of the giant spotted whiptail, *Cnemidophorus burti stictogrammus* (Sauria: Teiidae). **Proc. Helminthol. Soc. Wash.** 56(1): 86-87.

1990a. Helminths of the Arizona little striped whiptail, *Cnemidophorus inornatus arizonae*, and the Desert grassland whiptail, *Cnemidophorus uniparens* (Sauria: Teiidae), from Southeastern Arizona. **J. Helminthol. Soc. Wash.** 57(1): 83-86.

1990b. Helminths of the San Diego alligator lizard (*Gerrhonatus multicaudatus webbi*) (Anguidae). **J. Wildl. Diseases** 26(2): 297-298.

GOLDBERG, S.R.; BURSEY, C.R. & CHEAM, H. 1998. Composition of Helminth Communities in Montane and Lowland Populations of the Western Fence Lizard, *Sceloporus occidentalis* from Los Angeles County, California. **Am. Midl. Nat.** 140: 186-191.

GREGORY, R.D. 1997. Comparative studies of host-parasite communities. In: D.H. Clayton & J. Moore (eds.) **Host-Parasite Evolution: General Principles and Avian Models**. Oxford University Press, Oxford, pp. 198-211.

GREGORY, R.D. & KEYMER, A.E. 1989. The ecology of host-parasite interactions. **Sci. Prog. Oxf.** 73: 67-80.

JANOVY, J.; CLOPTON, R.E. & PERCIVAL, T.J. 1992. The roles of ecological and

- evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. **J. Parasitol.** **78**(4): 630-640.
- LE CREN, E.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle of gonad weight and condition in the perch *Perca fluviatilis*. **J. Anim. Ecol.** **20**(1-2): 201-219.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological Diversity and its Measurement. University Press, Cambridge, 179pp.
- MAY, R.M. & ANDERSON, R.M. 1979. Population biology of infectious diseases: Part II. **Nature** **280**: 455-461.
- MENEZES, V.A. 2003. **Ecologia do lagarto partenogenético *Cnemidophorus natio* (Teiidae) na restinga de Guaratiba, Prado, BA.** Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 108pp.
- OLSEN, O.W. 1974. **Animal Parasites: their life cycles and ecology.** University Park Press, Baltimore, Maryland.
-
- POULIN, R. 1996. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? **Am. Nat.** **147**: 287-295.
- POULIN, R. & MORAND, S. 2000. The diversity of parasites. **Quart. Rev. Biol.** **75**(3): 277-293.
- PRESS, A.J. 1987. Comparison of the demography of populations of *Rattus fuscipes* living in cool temperate rainforests and dry sclerophyll forests. **Australian Wildl. Res.** **14**: 45-63.
- PRIETO, A.S. 1980. Note on parasites of the tropical lizard *Tropidurus hispidus*. **J. Herpetol.** **14**(2): 190-192.
- RIBAS, S.C.; ROCHA, C.F.D.; TEIXEIRA-FILHO, P.F. & VICENTE, J.J. 1995. Helminths (Nematoda) of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Sauria: Teiidae): Assessing the effect of

rainfall, body size and sex in the nematode infection rates. **Cienc. Cult.** 47(1/2): 88-91.

1998. Nematode infection in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Ameiva ameiva*) with different foraging tactics. **Amphibia-Reptilia** 19: 323-330.

ROCA, V. 1997. *Tropidurus melanopleurus* (NCN). Parasites. **Herpetol. Rev.** 28(4): 204.

ROCHA, C.F.D. 1995. Nematode parasites of the Brazilian sand lizard, *Liolaemus lutzae*. **Amphibia-Reptilia** 16: 412-415.

RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, Ecologia e Zoogeografia dos *Tropidurus* do Grupo *Torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arq. Zool.** 31(3): 105-230.

RODRIGUES, H.O. 1992. *Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria) maricaensis* n.sp. (Nematoda, Capillariidae) and remarks on the helminthological fauna of *Liolaemus lutzae* Mertens, 1938 (Lacertilia, Iguanidae). **Mem. Inst. Oswaldo Cruz** 87(2): 297-300.

RODRIGUES, H.O.; RODRIGUES, S.S. & FARIA, Z. 1990. Contribution to the knowledge of the helminthological fauna of vertebrates of Maricá, Rio de Janeiro state, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz** 85(1): 115-116.

SIMBERLOFF, D. & MOORE, J. 1997. Community ecology of parasites and free-living animals In: D.H. Clayton & J. Moore (eds.) **Host-Parasite Evolution: General Principles and Avian Models**. Oxford University Press, Oxford, pp. 174-197.

SOUSA, W.P. 1994. Patterns and processes in communities of helminth parasites. **TREE** 9(2): 52-57.

SPRENT, J.F.A. 1978. Ascaridoid nematodes of amphibians and reptiles: *Polydelphis*, *Travassosascaris* n.g. and *Hexametra*. **J. Helminthol.** 52: 355-384.

TEIXEIRA-FILHO, P.F.; ROCHA, C.F.D. & RIBAS, S.C. 1996. Ecologia termal e uso do habitat por *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste

- do Brasil In: J.E. Péfaur (ed.) **Herpetologia Neotropical**. Actas del II Congreso Latinoamericano de Herpetologia, II Volumen. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes, Merida, Venezuela, pp. 255-267.
- TELFORD, S.R. 1970. A comparative study of endoparasitism among Southern California lizard populations. **Am. Midl. Nat.** 83(2): 516-554.
- VAN SLUYS, M.; ROCHA, C.F.D. & RIBAS, R. 1994. Nematodes infecting the lizard *Tropidurus itambere* in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 15: 405-408.
- VAN SLUYS, M.; ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G.; VRCIBRADIC, D. & RIBAS, S.C. 1997. Nematode infection in three sympatric lizards in an isolated fragment of restinga habitat in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 18: 442-446.
- VICENTE, J.J. 1978. Helminhos de *Tropidurus* (Lacertilia, Iguanidae) da coleção helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz. I. Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Linguatulida. **Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro** 19: 71-78.
- 1981. Helminhos de *Tropidurus* (Lacertilia, Iguanidae) da coleção helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz. II. Nematoda. **Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro** 22: 7-22.
- VICENTE, J.J.; RODRIGUES, H.O.; GOMES, D.C. & PINTO, R.M. 1993. Nematóides do Brasil. Parte III: Nematóides de répteis. **Rev. Brasil. Zool.** 10(1): 19-168.
- VICENTE, J.J.; VAN SLUYS, M.; FONTES, A.F. & KIEFER, M.C. 2000. *Subulura lacertilia* sp.n. (Nematoda, Subuluridae) parasitizing the Brazilian lizard *Tropidurus nanuzae* Rodrigues (Lacertilia, Tropiduridae). **Rev. Brasil. Zool.** 17(4): 1065-1068.
- VRCIBRADIC, D. 2001. **Ecologia de Cinco Espécies de *Mabuya* (Lacertilia; Scincidae) no Sudeste do Brasil: Padrões Reprodutivos, Térmicos, Tróficos e Comunidades de Nematódeos Parasitas Associados**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 197pp.

VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C.F.D.; RIBAS, S.C. & VICENTE, J.J. 1999. Nematodes infecting the skink *Mabuya frenata* in Valinhos, São Paulo State, southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 20: 333-339.

VRCIBRADIC, D.; CUNHA-BARROS, M.; VICENTE, J.J.; GALDINO, C.A.B.; HATANO, F.H.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2000a. Nematode infection patterns in four sympatric lizards from a restinga habitat (Jurubatiba) in Rio de Janeiro state, southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 21: 307-316.

VRCIBRADIC, D.; VICENTE, J.J. & BURSEY, C.R. 2000b. *Thubunaea dactyluris* sensu Fabio and Rolas, a synonym of *Physalopteroides venancioi* (Spirurida, Physalopteridae). **J. Parasitol.** 86: 1163-1165.

VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C.F.D.; BURSEY, C.R. & VICENTE, J.J. 2002a. Helminths infecting *Mabuya agilis* (Lacertilia, Scincidae) in a “restinga” habitat (Grumari) of Rio de Janeiro, Brazil. **Amphibia-Reptilia** 23: 109-114.

VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C.F.D.; BURSEY, C.R. & VICENTE, J.J. 2002b. Helminth communities of two sympatric skinks (*Mabuya agilis* and *Mabuya macrorhyncha*) from two “restinga” habitats in southeastern Brazil. **J. Helminthol.** 76: 355-361.

ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical analysis**. 4th ed. Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, 663pp.

CONCLUSÕES GERAIS

Os dados obtidos no presente estudo mostram que alguns aspectos da ecologia de *Tropidurus torquatus* variam geograficamente em função da influência exercida pelos fatores ambientais locais, enquanto outros são mantidos estáveis como resultado do efeito da história evolutiva da espécie.

A ecologia térmica é um atributo ecológico filogeneticamente conservativo para *T. torquatus*, uma tendência que têm sido observada para outras espécies de lagartos. A temperatura corpórea média em atividade de *T. torquatus* é mantida dentro de uma faixa de temperaturas considerada ideal para que os lagartos realizem todas as suas atividades biológicas e que foi determinada ao longo da história evolutiva da espécie. As poucas variações que ocorrem se devem à influência das características ambientais locais, principalmente à importância relativa que as diferentes fontes de calor têm sobre a temperatura corpórea dos lagartos.

Em relação à ecologia reprodutiva, tanto os fatores filogenéticos como o tamanho corpóreo dos lagartos, quanto os fatores ambientais como as características estruturais do habitat exercem algum efeito sobre os parâmetros reprodutivos das populações de *T. torquatus* de restinga. Essas populações parecem constituir um grupo isolado dentro da espécie, diferindo das populações interioranas e insulares em vários atributos reprodutivos como o tamanho mínimo na maturidade, o tamanho da ninhada e dos ovos e a massa relativa da ninhada. Parte dessa variação geográfica existente entre os diferentes grupos de populações de *T. torquatus* parece decorrer das diferenças no tamanho corpóreo dos lagartos, menor nas populações litorâneas, embora certamente exista um forte efeito das variáveis climáticas e estruturais desses diferentes tipos de ambiente (ilha, cerrado e restinga) sobre os parâmetros reprodutivos da espécie. Algumas características ecológicas como a ocorrência de dimorfismo sexual parecem estar fixadas em *T.*

torquatus e nos tropidurídeos em geral.

A composição e, principalmente, a estrutura das comunidades de helmintos associados a *T. torquatus* também diferem entre as populações costeiras da espécie. A filogenia influencia a composição dessas comunidades, pois determina a possibilidade da ocorrência ou não de uma determinada espécie de parasita em uma espécie de hospedeiro. A estrutura das comunidades, no entanto, é influenciada por fatores extrínsecos como a distribuição geográfica das espécies de helmintos, as variáveis ambientais locais e as características ecológicas de *T. torquatus* e das espécies hospedeiras intermediárias. Entretanto, a filogenia também parece determinar, em parte, a estrutura das comunidades de parasitas de *T. torquatus*, uma vez que o tamanho corpóreo dos lagartos têm uma relação significativa e positiva com a intensidade da infecção pelos helmintos.

O presente estudo aumenta o conhecimento existente sobre a ecologia de *T. torquatus* que, apesar de ser uma espécie com ampla distribuição geográfica, tem sido pouco estudada. Os dados obtidos permitiram entender em que extensão alguns atributos ecológicos da espécie variam ao longo de suas populações litorâneas de restinga. Estudos que avaliem a composição da dieta dessas populações e a utilização do habitat pelos indivíduos (a serem realizados em continuidade ao trabalho atual) certamente auxiliarão a compreender em maior profundidade alguns dos padrões observados neste estudo para as demais características ecológicas de *T. torquatus*. Além disso, é importante estender o mesmo tipo de abordagem para as populações de áreas interioranas e insulares de *T. torquatus*, o que permitirá compreender de modo mais aprofundado a extensão da influência dos fatores filogenéticos e ambientais sobre as características ecológicas da espécie, uma vez que esses grupos de populações ocorrem em ambientes estrutural e climaticamente muito diversos e têm diferentes histórias evolutivas. Seria interessante aliar aos dados ecológicos, dados provenientes de um estudo molecular que enfocasse as populações de *T. torquatus* desses diferentes ambientes e permitisse entender a

história evolutiva desses grupos. Finalmente, o presente estudo ofereceu a oportunidade de ampliar os conhecimentos existentes sobre a fauna de lagartos de restinga, um habitat característico da Mata Atlântica e bastante ameaçado pela pressão antrópica.