

Carlos Frederico Duarte da Rocha



RESUME BIBLIOGRAFIA COMPOSTA DE 100 PAGINAS FINAL DA Tese
DEFENDIDA PELO CANDIDATO CARLOS FREDERICO DUARTE DA ROCHA
E APRESENTADA PELO COMISSARIO JULIO DUARTE

ju
Augusto S. Abe

ESTRATÉGIA E CICLO REPRODUTIVO DE LIOLAEMUS LUIZAE (SAURIA:
IGUANIDAE) NA RESTINGA DE BARRA DE MARICÁ, RJ.

Orientador: Dr. Augusto S. Abe

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do grau de
Mestre em Biologia (Ecologia).

Campinas - SP

1989

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

"Seria instrutivo saber, não apenas por qual mecanismo fisiológico é feita uma exata divisão entre os nutrientes alocados às gônadas e aos alocados ao restante do organismo, mas também quais circunstâncias na história de vida e no ambiente determinariam o aporte maior ou menor dos recursos disponíveis para a reprodução."

R.A.Fisher, 1958.

A querida Nena,
incansável companheira
e amiga em todos os
momentos.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Augusto S. Abe pela orientação, incentivo, apoio e enriquecedoras discussões ao longo do estudo.

A Nena, por seu incansável apoio e ajuda em todas as partes deste trabalho, além da enorme contribuição que sempre trouxe através de críticas, sugestões e discussões.

Ao Dr. Rui Cerqueira pelas inúmeras facilidades que colocou no campo ao meu dispor e pelo incentivo constante.

Aos Drs. Paulo Oliveira e Pierre Mountouchet que gentilmente colocaram a minha disposição os recursos de sua sala.

A Nena, Paulo Moutinho, Claudia Ramos, Monique Sluys, Fernando Valle, Roberto Fialho, Margarida Rocha e Rafael Rocha pelas inúmeras ajudas nas excursões de campo.

Ao Dr. Josimar Almeida que desde o início do projeto sempre apoiou.

Ao Fernando Fernandez, que nos intervalos de nossos trabalhos de campo sempre tinha algo a acrescentar.

Ao Dr. Sérgio Reis, pelo auxílio na análise biométrica.

Ao DNAEE pelo acesso a parte dos dados de pluviosidade.

A Stella Maris, que gentilmente cedeu grande parte dos dados de climatologia da área.

Ao Dr. Aquiles Piedrabuena pelas sugestões no tratamento estatístico dos dados.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia que gentilmente sempre auxiliaram em inúmeros aspectos.

Ao Alexandre Araújo por suas inúmeras sugestões, apoio e participação em algumas excursões de campo.

Ao Márcio Zikan pelo auxílio na feitura do programa de estimativa de volume.

Aos componentes da pré-banca, Drs. I. Sazima, W.W.Benson, H.G.Fowler e P. Mountouchet pelas inúmeras sugestões sobre o texto original.

A meus pais, pelo apoio incondicional ao longo de todo o estudo.

A todos os colegas de curso, professores e funcionários que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desta tese.

Prof. Amaral gentilmente colocou algumas facilidades do Departamento ao meu alcance.

Ao Paulinho herpetólogo, Eduardo Oliveira e Alpina Begossi que sempre apoiaram em diversos aspectos.

Ao CNPq pelo apoio financeiro que permitiu a realização deste estudo.

RESUMO

A estratégia, o ciclo reprodutivo e o crescimento do lagarto das dunas de restinga, *Liolaemus lutzae*, foi estudado ao longo de dois anos na restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro. Os resultados mostraram que este lagarto possui uma reprodução sazonal bem acentuada, que esteve relacionada com a pluviosidade na área. As fêmeas reservam gordura nos corpos gordurosos durante a estação seca, investindo essa reserva na produção da primeira ninhada, no início da estação reprodutiva (setembro-março). Em geral o recrutamento iniciou-se na segunda quinzena de dezembro, em ambos os anos estudados, terminando em maio-junho. Ambos os sexos maturaram na primeira estação reprodutiva após o nascimento, com uma idade de aproximadamente 8 meses. O menor comprimento rostro-anal na maturidade foi de 51,5mm para as fêmeas e de 61,1mm para os machos. O tamanho da ninhada variou de 1 a 4 ovos, embora os extremos tenham sido raros. O tamanho corporal explica pequena parte da variação no tamanho da ninhada, que pareceu ser relativamente fixa (2 ovos) nesta espécie. Observações sobre fêmeas, marcadas no campo, sugerem que pelo menos três ninhadas sucessivas são possíveis para fêmeas de segundo ano (potencial reprodutivo de 6 a 8 ovos), mas apenas duas para fêmeas de primeiro ano (potencial reprodutivo de 4 a 5 ovos). A taxa média de crescimento de machos juvenis (0,145mm/dia), foi significativamente superior a de fêmeas juvenis (0,121mm/dia). Além disso, as fêmeas tiveram uma acentuada redução no crescimento após a maturidade, enquanto os machos de tamanho equivalente continuaram a crescer com taxas

mais elevadas. O acentuado dimorfismo sexual em tamanho, nesta espécie, provavelmente é um resultado, parcial, do maior investimento das fêmeas na reprodução, que reduziria a energia disponível para o crescimento e, em parte, das maiores taxas de crescimento corporal dos machos juvenis. Esta última, por sua vez, é provavelmente um resultado da seleção que confere vantagem, em encontros agonísticos, a machos de maiores tamanhos. Os dados sugerem que *L. lutzae* é uma espécie que matura precocemente, com múltiplas ninhadas, cujo conjunto de adaptações relacionadas à reprodução compõe uma estratégia reprodutiva bem ajustada às condições ambientais de uma área de praia e dunas de restinga.

ABSTRACT

The reproductive strategy, cycle and growth of the sand dunes lizard *Liolaemus lutzae* was studied during two years at restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro, Brazil. This lizard showed a marked sazonality in reproduction related to rainfall. Females reserved fat in fat bodies during drought periods, investing it in the production of the first clutch in the begining of the reproductive season. Recruitment began in the middle of december and terminated in may-june of the following year. Individuals of both sexes matured in the first reproductive season after birth, attaining sexual maturity at an age of approximately 8 months. The minimum snout-vent length at maturity for females (51.5 mm) differed from that of males (61.1 mm). Clutch size varied from 1 to 4 eggs but most had 2. Female body size explained small part of the variation in clutch size. Observation on marked females suggested that at least three clutches are possible for second year females but two for first year females per reproductive season.

Juvenile males had a significantly higher average growth rate ($\bar{x} = 0.145$ mm / day) than juvenile females ($\bar{x} = 0.121$ mm / day). Additionally, females showed a marked reduction in growth rate at maturity while males of equivalent size continued to increase in size at higher growth rate. The conspicuous size dimorphism in this species may partially be due to the higher reproductive investment of females which reduces growth and partially due to the differences in juvenile growth rates. The

later could be a result of an advantage for larger size of adult males in agonistic encounters. The data suggest that *L. lutzae* is an early-maturing, multiple brooded species which has a reproductive strategie well adapted to sand dunes of "restingas".

ÍNDICE

I. Introdução	1
I.2. Considerações taxonômicas e distribuição geográfica ..	6
I.3. Objetivos	10
II. Material e Métodos	12
II.1. Área de Estudo	12
II.2. Distribuição etária, crescimento e razão sexual	17
II.3. Atividade gonadal e ciclo de corpos gordurosos	19
II.4 Avaliação do esforço reprodutivo	23
II.5 Dimorfismo Sexual	24
III. Resultados	26
III.1. Ciclo gonadal e de corpos gordurosos	26
III.1.a. Ciclo nas fêmeas	26
III.1.b. Ciclo nos machos	37
III.2. Distribuição de idades e crescimento corporal	40
III.3. Esforço Reprodutivo	54
III.4. Dimorfismo Sexual	56
IV. Discussão	61
IV.1. Ciclos gonadais e distribuição de idades	61
IV.2. Ciclo de corpos gordurosos	70
IV.3. Crescimento	74
IV.4. Esforço Reprodutivo	81
IV.5. Dimorfismo Sexual	85
IV.6. Estratégia Reprodutiva	91

V. Conclusões	93
VI. Literatura Citada	96

I - INTRODUÇÃO

Para sobreviver e se reproduzir em um determinado tempo e ambiente, uma população necessita possuir um conjunto de adaptações que permitam fazer frente às condições impostas pelo ambiente local. Grande parte dessas adaptações estão relacionadas à reprodução (Fitch, 1980).

O termo "Estratégia Reprodutiva" (Ballinger, 1977) diz respeito à forma mais eficiente de uma dada população sobreviver e se reproduzir, sob as condições particulares de um determinado ambiente (Fitch, 1980). Embora o termo "estratégia" tenha sido apenas recentemente associado à reprodução (Ballinger, 1977), já havia sido anteriormente utilizado na discussão sobre a alimentação (estratégia alimentar - Schoener, 1971). De acordo com Fitch (1980), o conceito das adaptações que a estratégia reprodutiva envolve já havia mesmo sido abordado por Darwin (1859) no seu "A origem das espécies". Mais recentemente, Pianka e Parker (1975) e Pianka (1976) se referiram a táticas reprodutivas como forma das espécies maximizarem sua sobrevivência e reprodução. A estratégia reprodutiva de uma espécie é determinada por um conjunto particular de condições ambientais (Tinkle et al., 1970) e como resultado, envolve grande conjunto de adaptações (Fitch, 1980) na história de vida do organismo.

Para evitar os riscos em fases críticas de sua vida, uma espécie deve se reproduzir em um momento em que sejam máximos os

benefícios obtidos das condições climáticas favoráveis e dos recursos alimentares. Embora as estratégias reprodutivas tenham uma base genética, elas são também controladas por fatores ambientais (Fitch, 1980). Como resultado, as várias espécies mostram um ajuste de sua época reprodutiva aos distintos fatores ambientais cuja importância, difere entre as formas tropicais e as de regiões temperadas. A pluviosidade tem sido demonstrada, em diversos estudos, como importante fator regulando a reprodução de lagartos tropicais (e.g. Licht e Gorman, 1970; Sexton et al., 1971; Ruibal et al., 1972; Gorman e Licht, 1975). Contudo, recentemente Vitt (1986) mostrou que nem sempre os ciclos reprodutivos dos lagartos tropicais são regulados pela precipitação. A maior produtividade, característica dos períodos de maior pluviosidade, é importante na determinação do período de recrutamento de algumas espécies de ambientes tropicais com flutuação na oferta de recursos alimentares (Fitch, 1980). Já nas zonas temperadas, a temperatura (que pela menor variação tem menor importância nos trópicos), e o fotoperíodo, têm principal importância na regulação dos ciclos reprodutivos (Mayhew, 1961; 1964; Licht, 1966; 1973; Licht e Gorman, 1970). As adaptações envolvidas na estratégia reprodutiva incluem, entre outras: longevidade, tempo de duração da vida reprodutiva, período desde o nascimento até a maturidade sexual, oviparidade ou reprodução por viviparidade, tamanho da ninhada, intervalo entre sucessivas reproduções, razão sexual, sistemas de acasalamento e tamanhos relativos de machos e fêmeas (Fitch, 1980). Recentemente, Tinkle (1969) e Tinkle e colaboradores (1970),

estudaram o conjunto de adaptações reprodutivas nos répteis e reconheceram duas estratégias diferentes e opostas nestes organismos. A primeira eles chamaram de "Maturadores-precoces com múltiplas ninhadas" ("Early-maturing, multiple-brooded") e a segunda, de "Maturadores-tardios com única ninhada" ("Late-maturing, single-brooded"). Cada uma das estratégias, envolve um conjunto coevoluido de adaptações morfológicas, ecológicas e fisiológicas (Tinkle et al., 1970). Segundo estes autores, os principais contrastes nas adaptações destes dois grupos são: I) a oviparidade é regra quase geral no primeiro grupo, enquanto a viviparidade é bastante difundida no segundo; II) os primeiros, em geral produzem várias ninhadas por estação reprodutiva, enquanto os segundos, em geral apenas uma; III) o tamanho da ninhada nos primeiros é relativamente menor que nos segundos; IV) os primeiros possuem pequeno tamanho corporal na maturidade em oposição aos segundos; V) grande parte da variação no tamanho da ninhada entre espécies do primeiro grupo pode ser atribuída ao tamanho e à idade na primeira reprodução, em oposição aos segundos; e VI) o primeiro grupo tende a possuir distribuição tropical e temperada, enquanto o segundo grupo tende a se distribuir primariamente nas zonas temperadas. Contudo, têm sido apontadas algumas variações desta dicotomia, como por exemplo, os geconídeos (Tinkle et al., 1970), e em lagartos dos gêneros *Phrynosoma* (Howard, 1974) e *Xantusia* (Goldberg e Bezy, 1974).

Posteriormente ao desenvolvimento dessas idéias, Pianka (1970a) desenvolveu o conceito de seleção r e K , que possui grande paralelismo conceitual (Fitch, 1980) com as

estratégias opostas estabelecidas por Tinkle et al. (1970). Espécies r-selecionadas tendem a possuir tamanho corporal relativamente pequeno; reproduzem-se cedo e em geral apenas uma vez, produzindo prole numerosa; possuem curta expectativa de vida (Pianka, 1970a). Em oposição, as espécies K-selecionadas são em geral de desenvolvimento lento, grande expectativa de vida, atingem tamanhos corporais relativamente maiores e reproduzem-se por diversas vezes ao longo da vida, produzindo prole relativamente menor, mas de maior tamanho individual (Pianka, 1970a).

Desde o desenvolvimento das idéias de Tinkle e seus colaboradores (1970) e Pianka (1970a), diferentes mecanismos têm sido sugeridos como principais agentes de seleção dos padrões de história de vida (Dunham et al., 1988). Alguns estudos (Schaffer, 1974; Pianka e Parker, 1975; Law, 1979; Michod, 1979), apontaram a importância da sobrevivência e a reprodução relativa à idade, enquanto outros (Wilbur et al., 1974), mostraram a influência dos recursos ambientais como o alimento e o clima.

Nos últimos anos, como consequência do estudo de Tinkle et al. (1970), foi grande o estímulo para o estudo dos padrões reprodutivos dos répteis, e como resultado tem se acumulado um grande corpo de dados. Contudo, grande parte do que é conhecido atualmente sobre a reprodução em lagartos refere-se a espécies das zonas temperadas, havendo muito pouca informação sobre as formas tropicais (Sherbrooke, 1975). A insuficiência de estudos, especialmente sobre as espécies de ambientes

tropicais sazonais, torna ainda difícil estabelecer um padrão para as espécies destes ambientes (Magnusson, 1987). No Brasil existem muito poucos estudos sobre a reprodução de lagartos e não há dados sobre o crescimento. Além disso, a maior parte dos dados que Tinkle e seus colaboradores (1970) consideraram fundamentais para se representar as estratégias reprodutivas dos lagartos, não estão disponíveis em grande parte dos estudos, incluindo aqueles realizados nas zonas temperadas (Vitt, 1977). Adicionalmente, trabalhos sobre a ecologia de iguanídeos do gênero *Liolaemus* são escassos (Ortiz e Zunino, 1976), embora seja elevado o número de espécies do gênero na América do Sul.

O presente estudo apresenta e discute a estratégia reprodutiva e o ciclo reprodutivo de *Liolaemus lutzae* em um ambiente tropical sazonal (restinga), incluindo dados sobre a idade exata na maturidade, expectativa de vida reprodutiva, taxas de crescimento, fecundidade relativa à idade, esforço reprodutivo, distribuição de idades, razão e dimorfismo sexual.

I.2) CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS E DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Liolaemus Wiegmann, 1834, da família Iguanidae, é um dos gêneros de lagartos mais bem representados na América do Sul (Donoso-Barros, 1966), compreendendo aproximadamente 70 espécies (Vanzolini e Ab'Saber, 1968; Peters e Donoso-Barros, 1970), das quais pelo menos 60 são conhecidas do Chile (Donoso-Barros, 1966). Contudo, esta estimativa , em decorrência do pouco conhecimento de sua distribuição e sistemática, provavelmente subestima o verdadeiro número de espécies, que pode chegar a 80 (Donoso-Barros, 1966). As espécies deste gênero habitam os mais variados ambientes, como regiões desérticas, costeiras, matas austrais e tropicais, estepes da Patagônia e regiões montanhosas da cordilheira dos Andes.

O gênero se caracteriza por possuir o corpo coberto por escamas ventrais lisas e as dos lados do corpo lisas ou rugosas. As escamas do dorso podem ser lanceoladas ou triangulares, em geral carenadas e dispostas de forma imbricada, formando linhas longitudinais. As escamas da cabeça são sempre lisas e a abertura timpânica, presente. Os machos possuem poros anais, mas os poros femurais estão sempre ausentes (Donoso-Barros, 1966).

As espécies do gênero distribuem-se continuamente desde a região Andina do Peru e Bolívia até a Terra do Fogo na Argentina, a partir de onde avançam pelo litoral até o norte do Rio Grande do Sul no Brasil (Vanzolini, 1970). A partir do

litoral norte do Rio Grande do Sul, o gênero deixa de se distribuir continuamente e duas espécies ocorrem disjuntamente. Algumas populações de *Liolaemus occipitalis* ocorrem no litoral de Santa Catarina, em Florianópolis (Muller & Steiniger, 1977), enquanto no litoral do Rio de Janeiro são conhecidas algumas populações de *Liolaemus lutzae* (Vanzolini & Ab'Saber, 1968; Vanzolini, 1970; Rocha, 1986). Para explicar a distribuição disjunta de *L. lutzae*, Vanzolini e Ab'Saber (1968) sugeriram que durante períodos de diminuição dos níveis oceânicos até aproximadamente 3000 anos atrás, a espécie ancestral teria se difundido pelo litoral até o Rio de Janeiro. Com a posterior elevação do nível do mar, as áreas de praias arenosas do litoral de Santa Catarina, Paraná e São Paulo teriam sido suprimidas, deixando as populações do Rio de Janeiro isoladas. Estas teriam se diferenciado das populações do litoral sul, constituindo hoje a espécie *L. lutzae*.

Liolaemus lutzae Mertens, 1938 (Figura 1), é uma espécie endêmica do Estado do Rio de Janeiro que habita as áreas de praias arenosas das restingas do litoral do estado, bem próximo ao mar (Dansereau, 1947; Vanzolini & Ab'Saber, 1968). Sua distribuição no estado (Figura 2), inclui diversas praias, desde a restinga da Marambaia, indo em direção leste até Cabo Frio, seu limite norte de ocorrência (Vanzolini, 1970; Rocha, 1986). Vive em tocas que escava na areia da praia, saindo pela manhã para termorregular e caçar (Rocha, 1985a; 1985b). Sua dieta é constituída de pequenos artrópodos e de partes de folhas e flores de algumas espécies vegetais da área (Rocha, 1989).



Figura 1 - Liolaemus lutzae Mertens, 1938
sobre a areia da área de praia da restinga
de Barra de Maricá no Rio de Janeiro.

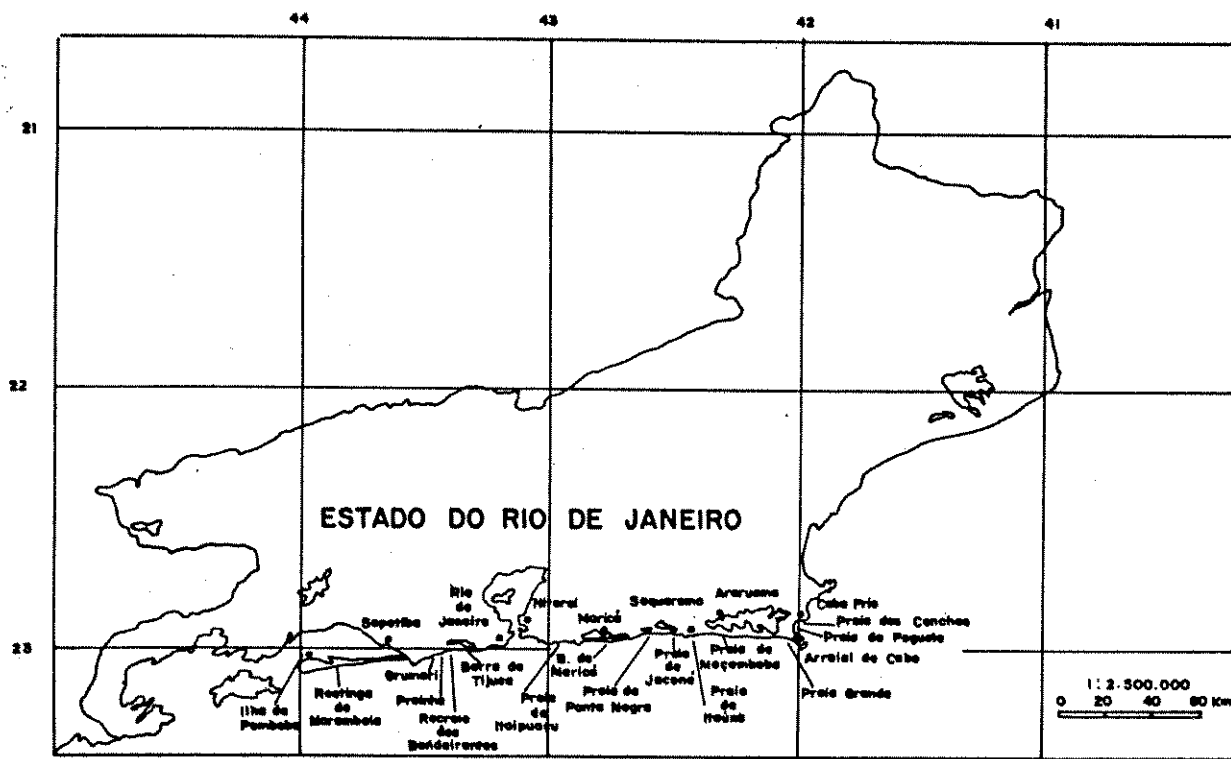


Figura 2 - Distribuição geográfica de Liolaemus lutzae no Estado do Rio de Janeiro. Cada localidade assinalada representa área de ocorrência da espécie. Reproduzido a partir de Rocha (1986).

I.3) OBJETIVOS

Este estudo foi conduzido com o objetivo de responder às seguintes perguntas:

I) Liolaemus lutzae possui um padrão de reprodução contínuo ao longo de todo o ano, ou um padrão sazonal fixo ?

a) Se há um período refratário, ocorre para ambos os sexos ou só para fêmeas ?

b) Em quais meses ocorre o recrutamento de jovens ? Qual a distribuição de idades da população ao longo do ano ?

II) Qual a estratégia reprodutiva da espécie ?

a) Atingem a maturidade sexual e reproduzem-se no primeiro ano, ou são de maturação e reprodução tardia ?

b) Qual o tamanho e o número de ninhadas por estação reprodutiva ? Qual o potencial reprodutivo das fêmeas ?

c) Qual o esforço reprodutivo das fêmeas ?

d) Qual a taxa de crescimento corporal ? Difere entre machos e fêmeas ?

e) Qual o tamanho e idade na maturidade sexual ? Há diferenças entre os sexos ?

f) A fecundidade está relacionada com o tamanho corporal ?

II) MATERIAL E MÉTODOS

II.1) AREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado na restinga de Barra de Maricá ($22^{\circ} 57' S$, $43^{\circ} 50' W$), localizada a aproximadamente 38 km a leste da cidade do Rio de Janeiro (Figura 3). O clima da região de Maricá, segundo o sistema de Koppen é classificado como do tipo Aw, com verão quente e chuvoso e inverno seco, com a temperatura média anual variando entre 22° e $24^{\circ} C$. Segundo Nimer (1979), a região de Maricá é de clima quente, super-úmido com sub-seca, alternando períodos de máxima pluviosidade no verão (dezembro - janeiro), com os de mínima pluviosidade em julho. A pluviosidade média anual na região varia de 1000 a 1350 mm (Nimer, 1972). O solo da restinga de Barra de Maricá é arenoso (Franco, 1987), composto 99% de areia inconsolidada, sendo baixo o conteúdo de nutrientes (Henriques et al., 1984).

Observando-se o perfil desta restinga, do mar em direção ao interior, nota-se distintas zonas de vegetação, que se sucedem através de duas dunas paralelas interpostas entre o mar e a Lagoa de Maricá (Figura 4). Junto ao mar, há uma área de praia arenosa coberta esparsamente por vegetação herbácea. Entre as dunas primária e secundária há uma zona de moitas esparsas, onde predominam arbustos das famílias Erythroxylaceae e Clusiaceae com altura de 1,5 a 2,5 m. Sobre a duna secundária, as moitas tornam-se mais densas, de porte arbustivo-arbóreo e de maior

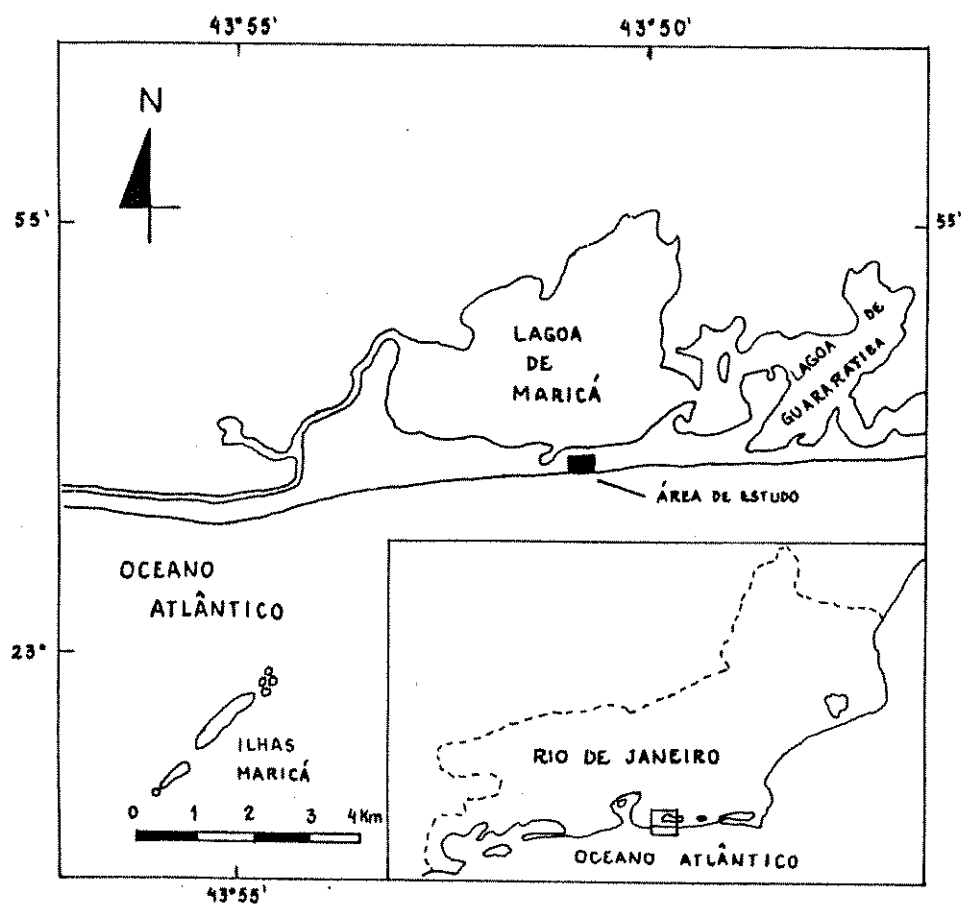


Figura 3 - Localização da área de estudo na Restinga de Barra de Maricá e no Estado do Rio de Janeiro. Redesenhado a partir de Franco et al. (1984).

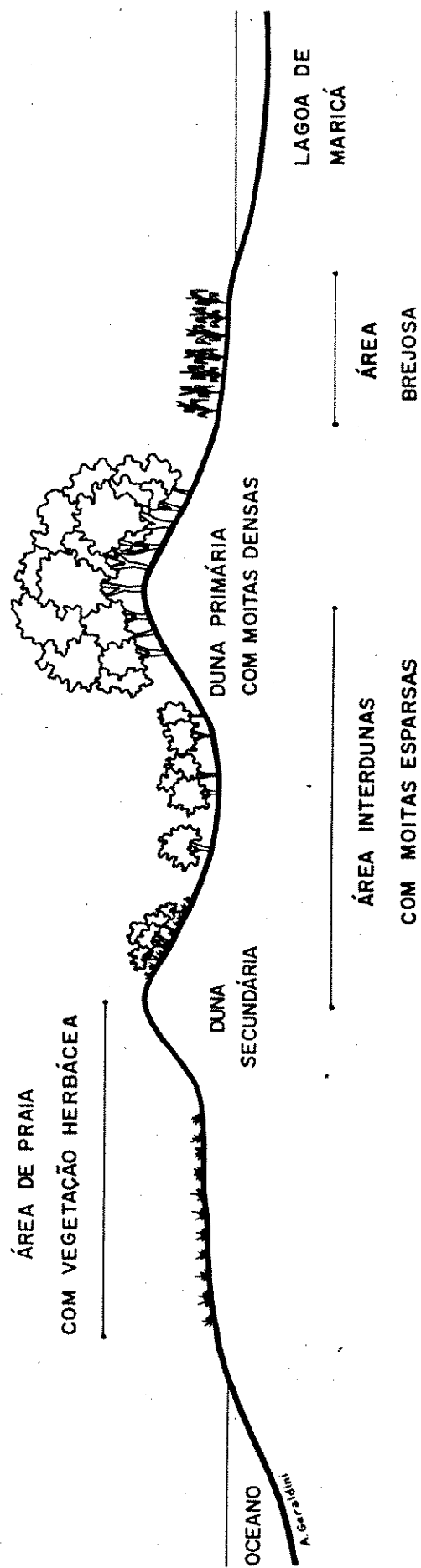


FIGURA 4 - PERFIL ESQUEMÁTICO DA RESTINGA DE BARRA DE MARICÁ - RJ, MOSTRANDO OS LIMITES DA ÁREA DE PRAIA ON-DE OCORRE *L. Lutzæ*. AS DIMENSÕES NÃO ESTÃO EM ESCALA, E NÃO FORAM OBSERVADAS AS RELAÇÕES DE PROPORCIONALIDADE ENTRE AS DIFERENTES PARTES DO ESQUEMA.



Figura 5 - Vista geral da área de praia de Barra de Maricá, onde ocorre Liolaemus lutzae e na qual foi desenvolvido o estudo.

altura (3 a 4 m) (Figura 4). Silva e Somner (1984), estudando a zonation de vegetação em Barra de Maricá, reconheceram 5 faixas caracterizadas por diferenças em porte, composição e fisionomia.

Na restinga de Barra de Maricá, *Liolaemus lutzae* ocorre predominantemente na área de praia (Figura 5), embora eventualmente também possa ser encontrado em menor densidade ocupando a área de moitas na região interdunas (observações pessoais). A área de praia é uma zona aberta, colonizada por vegetação herbácea esparsa, adaptada à salinidade e constante ação das marés (Silva e Somner, 1984). Nessa área ocorrem pelo menos 19 espécies vegetais (Furtado, 1988), sendo *Phylloxerus portulacoides*, *Althernantera maritima* (Amaranthaceae), *Canavalia obtusifolia* (Fabaceae), *Ipomoea pes-caprae* e *I. litoralis* (Convolvulaceae), as que ocorrem em maior densidade (Rocha, 1985; 1986). Sobre a areia da praia é comum a ocorrência de detritos depositados pelas marés, que geralmente servem de abrigo diurno a *L. lutzae* (Rocha, 1988).

II.2) DISTRIBUIÇÃO ETÁRIA, CRESCIMENTO E RAZÃO SEXUAL.

Na área de praia da restinga de Barra de Maricá foi demarcada uma área de aproximadamente 1,2 ha (200 metros de extensão de praia por 70 metros de largura) e entre dezembro de 1985 e junho de 1988 realizadas excursões de campo quinzenais. Durante cada excursão a área foi intensivamente vasculhada entre 7:00 e 14:00 hs à procura de *Liolaemus lutzae*. Quando localizado um lagarto, era feita a tentativa de sua captura com a mão. Cada *L. lutzae* capturado foi pesado com balança Pesola com precisão de 0,1 g e medido seu comprimento rostro-anal (CRA) com paquímetro com precisão de 0,1 mm. Quando presentes, foram anotados ferimentos ou marcas de abocanhamento por coespecífico (evidência de encontro agonístico) e marcas de autotomia caudal. Cada fêmea era palpada no ventre para averiguação da presença ou não de ovos nos oviductos. Os lagartos foram marcados através do corte da falange distal dos dedos (Woodbury, 1956) e soltos. O ponto em que cada lagarto foi encontrado foi cuidadosamente vistoriado para averiguar a eventual presença conjunta de coespecífico.

A estrutura de idades da população foi estimada para cada mês, baseada no número de lagartos de cada uma de cinco classes de tamanho de acordo com Rocha (1988): 30-39; 40-49; 50-59; 60-69 e 70-80 mm. de comprimento, rostro-anal. Para a estimativa da estrutura etária mensal, foi considerada apenas a primeira captura ou recaptura de cada lagarto em cada mês. As

diferenças mensais na distribuição de idades da população foram aferidas pelo teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1984).

O crescimento corporal foi estimado através de sucessivas recapturas de um mesmo lagarto ao longo do ano e a taxa de crescimento expressa em milímetros por dia. A regressão entre o tamanho médio de cada lagarto entre duas capturas sucessivas e a correspondente taxa de crescimento foi usada como estimativa da taxa de crescimento relativa a cada idade para cada sexo (Webb et al., 1978; 1983). Desde que o erro de mensuração pode ser superior ao crescimento real em recapturas com pequeno intervalo de tempo (Webb et al., 1978), nesta análise só foram incluídos os dados de crescimento de lagartos recapturados em intervalo de tempo superior a 30 dias. Mesmo para lagartos com duas ou mais recapturas, apenas uma taxa de crescimento foi considerada na estimativa, sendo os dados tratados de forma independente (Andrews, 1982). Para estimar a taxa de crescimento corporal foram considerados apenas lagartos com a cauda integra, não possuindo nenhuma evidência de autotomia caudal. As diferenças entre as taxas de crescimento de machos e fêmeas juvenis com tamanho similar, as de fêmeas maduras com machos de tamanho equivalente e a de machos e fêmeas no segundo ano de vida, foram testadas pela análise de variância (Stamps, 1977a). A predição da idade (em dias) de machos e fêmeas a partir do comprimento rostro-anal, foi feita baseado no modelo de Webb et al. (1978), em que:

$$S(t) = (S_m - S_o) [1 - e^{(-t/r)}] + S_o$$

onde $S(t)$ é o comprimento rostro-anal em milímetros no tempo t em dias; S é o tamanho assintótico teórico em milímetros; S_0 é o tamanho inicial em milímetros (tamanho no nascimento) e r , a constante tempo, é o inverso da inclinação na relação entre tamanho e taxa de crescimento. O tamanho no nascimento para cada sexo foi estimado à partir da média do tamanho rostro-anal dos dez menores lagartos de cada sexo capturados ao longo do estudo. O procedimento estatístico seguiu Zar (1984).

II.3) ATIVIDADE GONADAL E CICLO DE CORPOS GORDUROSOS

A atividade gonadal de Liolaemus lutzae foi estudada em um total de 349 lagartos distribuídos em amostras mensais, coletadas na área de praia da restinga de Barra de Maricá, entre dezembro de 1985 e junho de 1987. Os lagartos foram coletados manualmente e imediatamente mortos em saco plástico contendo chumaço de algodão embebido com éter. Os lagartos das amostras de dezembro de 1985 e 1986 foram fixados em formol a 10%, enquanto os de 1987 foram congelados após a morte. No campo, o comprimento rostro-anal de cada animal foi medido com paquímetro com precisão de 0,1 mm e o peso tomado com precisão de 0,1 g. No laboratório os animais foram dissecados sob lupa, sendo os corpos gordurosos em ambos os sexos removidos e pesados. Uma vez que a forma dos corpos gordurosos é muito variável (Vitt e Ohmart, 1975), o peso parece ser uma melhor medida que o comprimento. Em cada fêmea, o ovário esquerdo foi retirado e pesado. Foram ainda assinalados o número de folículos em cada

ovário, número de folículos em vitelogênese, tamanho e cor do maior folículo ovariano, presença (e tamanho) de corpos lúteos e presença de ovos nos oviductos. Estes últimos, quando presentes foram medidos (comprimento e largura) e pesados. As fêmeas foram classificadas em 3 diferentes categorias: I) Não reprodutiva - fêmeas sem folículos ovarianos em vitelogênese, corpos lúteos, ou ovos nos oviductos; II) Reprodutiva não ovigera - com folículos ovarianos em vitelogênese ou corpos lúteos, mas sem ovos nos oviductos; e III) Reprodutiva ovigera - com ovos em pelo menos um dos oviductos. O tamanho da ninhada de cada fêmea foi estimado a partir da contagem do número de folículos em vitelogênese, ovos nos oviductos ou corpos lúteos (Tinkle, 1967; Jackson e Telford, 1974). Foi feita análise de regressão entre o tamanho da ninhada e o tamanho da fêmea para se estudar o efeito do tamanho na fecundidade. O número de ninhadas produzidas pelas fêmeas por estação reprodutiva, foi estimado a partir de marcação e recaptura de lagartos no campo (Turner et al., 1970) e pela ocorrência simultânea de folículos ovarianos em vitelogênese e corpos lúteos ou ovos nos oviductos (Jackson e Telford, 1974) de fêmeas coletadas. Com base nestes dados e no tamanho da ninhada de Liolaemus lutzae, foi estimado o potencial reprodutivo da espécie. O tamanho da ninhada de fêmeas em investimento inicial na reprodução (aquelas grávidas nos meses iniciais da estação reprodutiva - outubro/novembro/dezembro), foi comparado com o tamanho da ninhada de fêmeas em investimento subsequente na reprodução (aquelas grávidas nos meses finais da estação reprodutiva -

janeiro/fevereiro/março); através de análise de variância. O tamanho da ninhada de fêmeas reproduzindo na sua primeira estação reprodutiva (aquelas com CRA menor que 60 mm.) foi comparado com o tamanho médio da ninhada de fêmeas na sua segunda estação reprodutiva (aquelas com CRA igual ou maior a 60 mm.), através de análise de variância. Com base nos dados de tamanho de ninhada e número de ninhadas por estação reprodutiva foi estimado o potencial reprodutivo das fêmeas. O tamanho médio das fêmeas sexualmente maduras foi estimado através da média aritmética do comprimento rostro-anal de todas as fêmeas reprodutivas. Com base neste valor e nas curvas relacionando idade e tamanho, foi estimada a idade das fêmeas na maturidade. Quatro fêmeas de idade conhecida, que foram marcadas quando recém eclodidas, foram mortas na estação reprodutiva subsequente ao seu nascimento, para verificação de sua condição reprodutiva.

Nos machos, o comprimento e a largura dos testículos foi medido com paquímetro sob lupa e calculados seus volumes a partir da fórmula do volume de um elipsóide (Mayhew, 1963):

$$V = \frac{4}{3} \pi a b^2$$

onde, V é o volume do testículo; a é 1/2 do maior diâmetro e b, é 1/2 do menor diâmetro na porção mais larga do testículo. Os dados de volume testicular foram expressos pela média dos volumes dos dois testículos de cada lagarto. O testículo esquerdo foi pesado e o direito, com o epididimo atado, foi fixado em formalina, posteriormente imerso em parafina, seccionado a 5 μ e

corado com hematoxilina-eosina para o exame da condição reprodutiva (presença ou ausência de espermatozóides maduros nos túbulos seminíferos e na luz dos epidídimos). Os menores tamanhos de machos sexualmente maduros foram usados para estimar o tamanho e idade na maturidade. O diâmetro (em mm) dos poros cloacais de cada macho foi medido com paquímetro (com precisão de 0,05mm.) e a média dessa medida correlacionada com o volume testicular e comprimento rostro-anal do lagarto.

Todas as medidas de comprimento (com exceção do tamanho dos poros cloacais), foram tomadas com paquímetro sob lupa com precisão de 0,1 mm. Os pesos (com exceção dos corporais) foram medidos em balança Mettler com precisão de 0,1 mg.

O nível mensal de atividade gonadal das fêmeas foi calculado utilizando-se o número e o tamanho dos folículos em vitelogênese, corpos lúteos e ovos nos oviductos. Para os machos a atividade gonadal mensal foi expressa pela média da razão entre o volume médio dos dois testículos e o tamanho rostro-anal do macho. Em ambos os sexos o ciclo de corpos gordurosos foi expresso pela média mensal das razões entre o peso destes e o peso do lagarto. As diferenças mensais no volume dos testículos, tamanho dos poros anais, diâmetro médio dos folículos ovarianos e peso dos corpos gordurosos foram testados através da análise de variância (Zar, 1984). Foram obtidas as médias mensais da precipitação (em mm) e da temperatura (em ^oC) na região, do último período normal (1931 á 1960) na estação de Niterói do Departamento Nacional de Meteorologia, localizada a

aproximadamente 19 km a oeste da restinga de Barra de Maricá. Foi feita análise de regressão entre o nível mensal de atividade gonadal das fêmeas (medido pela porcentagem de fêmeas reprodutivas no mes) e a quantidade média de chuva no respectivo mes, sendo discutida a possível influência da precipitação na atividade reprodutiva de fêmeas de *Liolaemus lutzae*. Baseado nos dados obtidos, o ciclo reprodutivo de *L. lutzae* foi classificado em um dos três tipos de atividade reprodutiva de lagartos tropicais, como descrito em Sherbrooke (1975).

II.4) AVALIAÇÃO DO ESFORÇO REPRODUTIVO

Uma medida aproximada do esforço reprodutivo foi obtida através da estimativa do conteúdo calórico nos ovos, na ninhada e no corpo de fêmeas de *L. lutzae*, baseando-se nos índices de conversão de Vitt (1978). Estes índices permitem estimar o total de calorias nos ovos e corpos a partir do peso úmido:

$$TCN = [0,2562 (Ww) + 0,0794] [6537]$$

$$TCC = [0,3551 (Ww) + 0,2429] [5562]$$

onde TCN é o total de calorias na ninhada; TCC, o total de calorias no corpo e Ww é o peso úmido da ninhada ou fêmea em gramas. Foram coletadas 13 fêmeas ovigeras e imediatamente congeladas. No laboratório, após pesadas com precisão de 0,01g, foram dissecadas e retirados os ovos dos ovidutos. Estes foram pesados em balança analítica Mettler (com precisão

de 0,1 mg) e anotado o tamanho da ninhada como descrito anteriormente. O total de calorias foi estimado por ovo, por ninhada e por corpo de cada fêmea. A média das razões entre as calorias investidas em ovos por uma fêmea em uma determinada estação reprodutiva pelo total de calorias corporais na fêmea foi utilizado como uma aproximação do esforço reprodutivo das fêmeas. Adicionalmente, 7 dessas fêmeas e suas respectivas ninhadas foram desidratadas em estufa a 120 °C por 8 horas. A diferença entre o peso seco e o peso úmido forneceu a porcentagem de água nos corpos e ovos de *L. lutzae*.

II.5) DIMORFISMO SEXUAL

Com base nos dados obtidos sobre o tamanho mínimo na maturidade, 160 fêmeas e 132 machos sexualmente maduros, coletados para análise do ciclo reprodutivo, foram comparados biometricamente. Em cada lagarto, as medidas de comprimento rostro-anal (CRA), largura da mandíbula (LM), tomada no ponto de maior largura, comprimento rostro-comissura labial (RCM) e comprimento rostro-canto do tímpano (RCT), foram tomadas com precisão de 0,1mm com paquímetro. As diferenças entre os sexos nestas variáveis foram testadas isolada e conjuntamente através de análise de variância multivariada e consideradas significantes se as médias diferiram ao nível de 5 %. Adicionalmente, machos e fêmeas foram comparados em sua morfologia externa (poros anais, forma da cloaca e coloração), sendo descritas as diferenças encontradas.

As evidências obtidas no campo e os dados deste estudo foram comparados, sendo discutidas as possíveis pressões seletivas para a origem de um dimorfismo sexual em tamanho nesta espécie.

III - RESULTADOS

III.1) CICLO GONADAL E DE CORPOS GORDUROSOS.

III.1.a) CICLO NAS FÊMEAS.

O menor tamanho encontrado de uma fêmea de Liolaemus lutzae reprodutivamente ativa, foi de 51,5 mm de CRA. Fêmeas com tamanho acima desta medida em geral estavam reprodutivamente ativas durante a estação reprodutiva.

O número de fêmeas reprodutivamente ativas na população variou ao longo do ano, indicando haver uma estação reprodutiva bem marcada. Similarmente, a quantidade mensal de chuva na região variou ao longo dos meses no último período normal (1931 - 1960). A região possui uma sazonalidade bem marcada no regime de chuvas, com os maiores índices pluviométricos em geral ocorrendo entre novembro e abril (figura 6 e tabela 1), a partir de quando decresce acentuadamente até atingir seus níveis mínimos entre junho e agosto (figura 6 e tabela 1).

A figura 7 mostra as frequências mensais de fêmeas não reprodutivas, reprodutivas não ovígeras e reprodutivas ovígeras entre dezembro de 1985 e junho de 1987. Fêmeas reprodutivas foram em geral encontradas entre setembro e março (figura 7), quando em geral a pluviosidade na região é elevada (figura 6). Durante os primeiros meses da estação reprodutiva (setembro/outubro), aproximadamente 50 % das fêmeas maduras

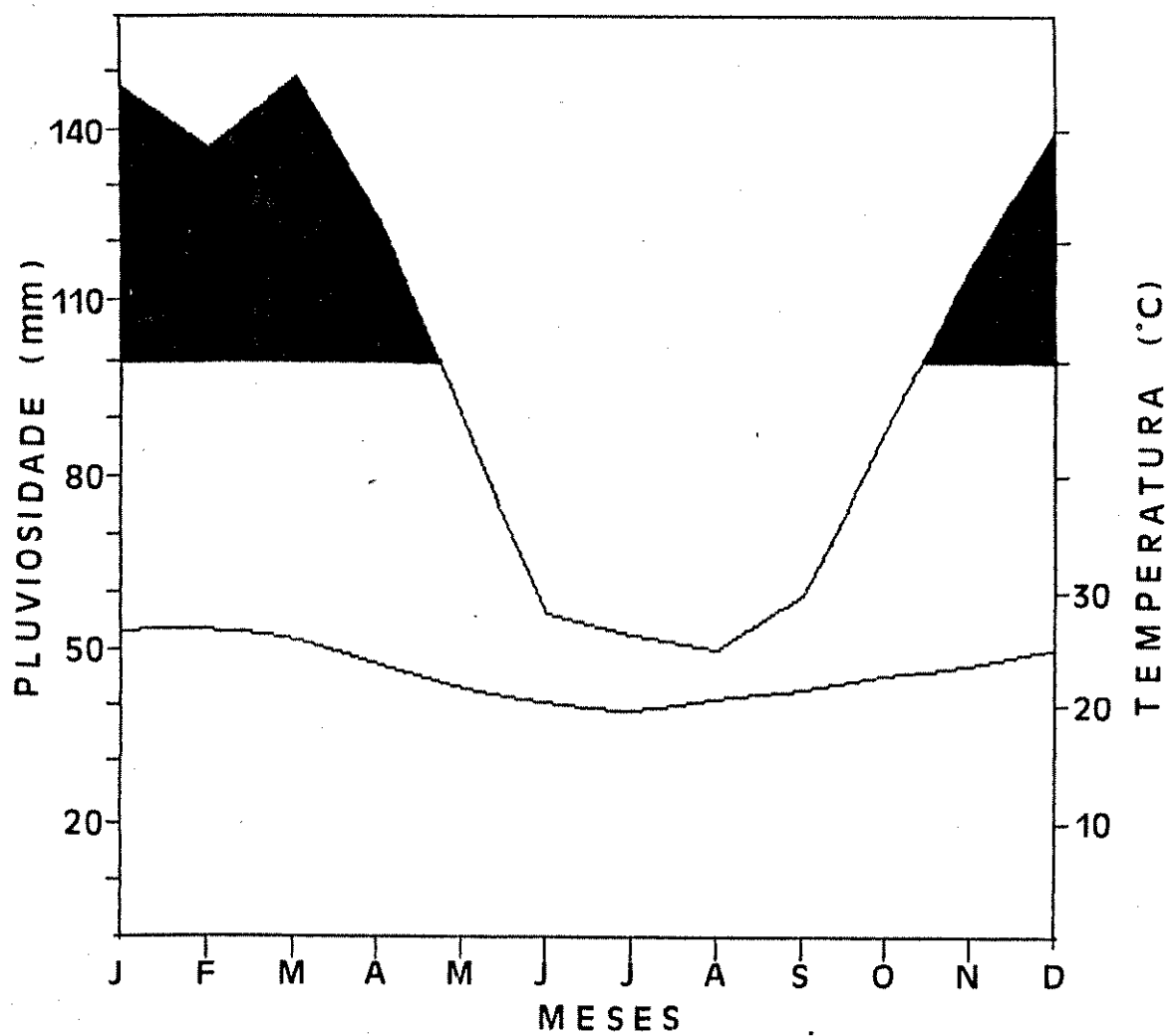


Figura 6 - Diagrama ombrotérmico referente à estação de Niterói do Departamento Nacional de Meteorologia, localizada a aproximadamente 19 km, a oeste de Barra de Maricá - RJ.

TABELA I - Pluviosidade e temperatura na estação do Horto Florestal de Niterói, localizada a aproximadamente 19 km. a oeste de Barra de Maricá. Os valores representam as médias mensais de pluviosidade e temperatura no último período normal (1931 - 1960), e pluviosidade no período 1930 a 1968.

MÊS	PLUVIOSIDADE (em mm.)		TEMPERATURA (em oC)
	1931 - 1960	1930 - 1968	1931 - 1960
J	147,1	171,1	26,4
F	136,7	151,7	26,5
M	149,4	153,7	25,7
A	124,0	115,1	23,6
M	89,9	86,0	21,5
J	55,9	50,4	20,2
J	52,3	50,4	19,6
A	50,1	46,4	20,5
S	59,3	52,7	21,4
O	87,9	88,7	22,6
N	115,8	114,3	23,6
D	139,3	141,8	25,0

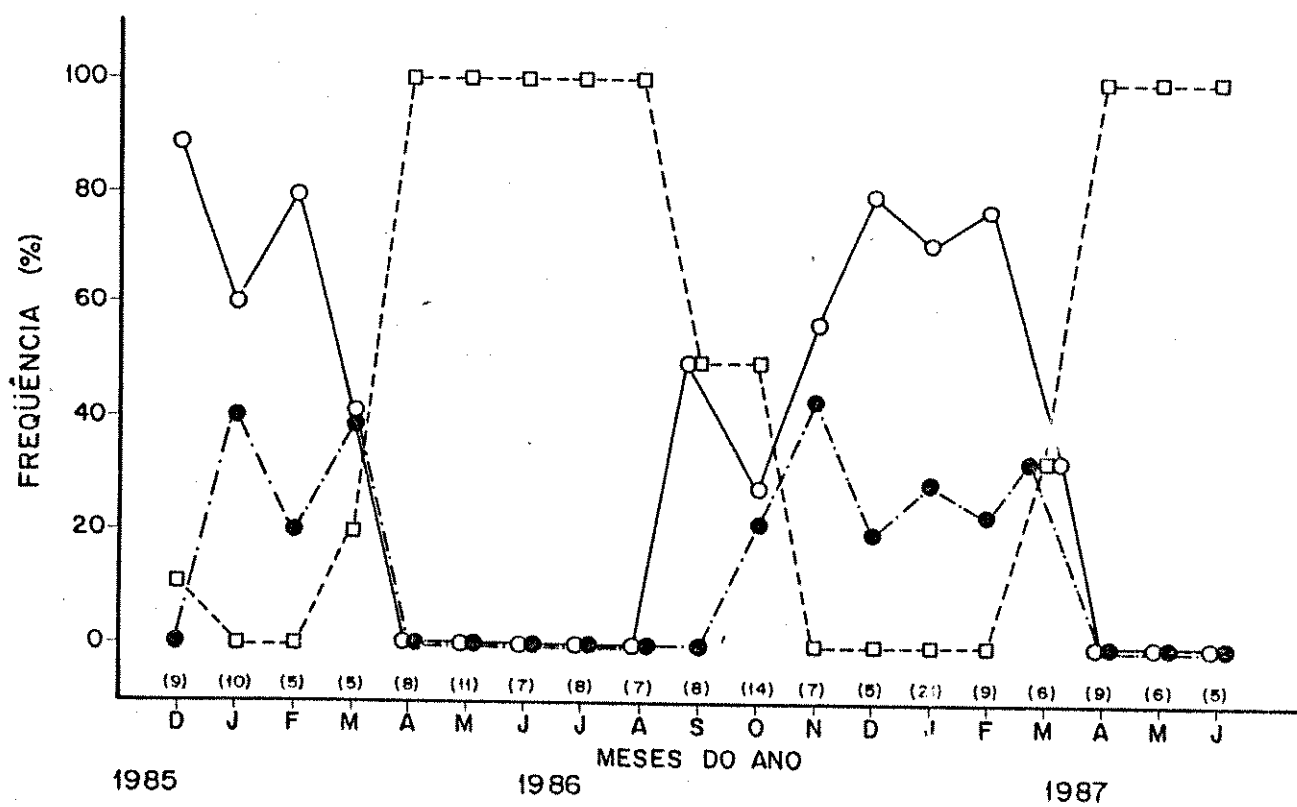


Figura 7 - Frequências mensais de cada classe reprodutiva de fêmeas de *Liolaemus lutzae* em Barra de Maricá. o - fêmeas reprodutivas não ovígeras; ● - fêmeas reprodutivas ovígeras; □ - fêmeas não reprodutivas. Os números entre parenteses representam o tamanho da amostra.

estavam reprodutivas, mas esta frequência subiu para 100 % em novembro, quando também aumenta o índice pluviométrico na região (figura 6). A partir de novembro, todas as fêmeas maduras permaneceram reprodutivas até fevereiro (figura 7). Em março, a frequência de fêmeas reprodutivas em geral decaiu para 60 e 80 % das fêmeas adultas e a partir de abril não foram mais encontradas fêmeas adultas reprodutivas (figura 7). Após abril, a pluviosidade registrada na região decai acentuadamente até agosto, voltando a se elevar em setembro (figura 6 e tabela 1). A regressão entre a quantidade média mensal de chuva no último período normal (1931-1960) e a atividade reprodutiva de fêmeas de *L. lutzae* no respectivo mês (medida pela frequência mensal de fêmeas reprodutivas), foi positiva e significativa ($r^2 = 0,60$; $p < 0,01$).

A figura 8 mostra a distribuição de tamanhos de folículos ovarianos em fêmeas adultas no período estudado. Em setembro, todas as fêmeas reprodutivas possuíam folículos ovarianos em vitelogênese, mas não foram encontradas fêmeas ovigeras (figuras 7 e 8). Em outubro algumas fêmeas possuem folículos vitelogênicos bem desenvolvidos, enquanto outras já estão ovigeras (figuras 7 e 8). O menor tamanho encontrado para um folículo em vitelogênese foi de 2,8 mm de diâmetro. Os folículos vitelogênicos eram em geral esféricos, embora quando muito desenvolvidos e prestes a ovular, alguns tenham sido levemente oblongos. O maior folículo ovariano vitelogênico possuía 9,7 mm de diâmetro, embora os maiores folículos tenham em geral medido entre 8,0 e 9,0 mm de diâmetro (figura 8), e

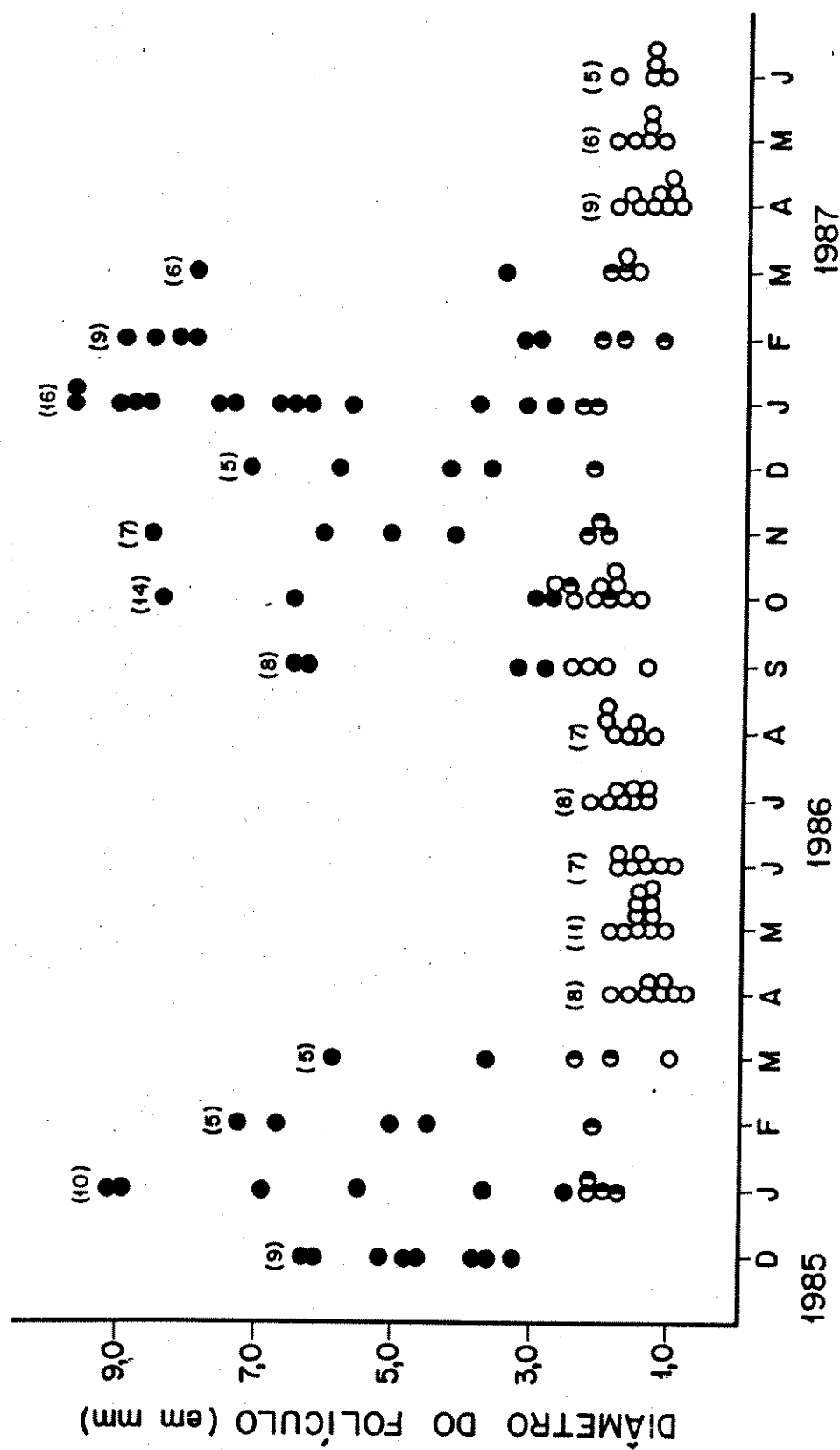


Figura 8 - Distribuição mensal de tamanhos de folículos ovarianos em fêmeas de Liolaemus lutzae em Barra de Maricá. Cada ponto representa o diâmetro (em mm) do maior folículo de cada fêmea. Folículos claros, escuros e divididos representam respectivamente, folículo não vitelogênico, folículo em vitelogênese e folículo não vitelogênico nas fêmeas com ovos no oviduto ou corpos lúteos. Os números entre parênteses indicam o tamanho da amostra.

devam representar o tamanho no qual os folículos em geral ovulam. De novembro a fevereiro, os folículos não vitelogênicos sempre corresponderam a fêmeas ovigeras ou com corpos lúteos (figura 8). Entre os meses de abril e agosto, os folículos ovarianos de todas as fêmeas estavam diminuídos, com diâmetro variando entre 0,8 e 2,2 mm e não apresentavam vitelogênese (figura 8). A partir de setembro os folículos ovarianos começam a aumentar em tamanho e a iniciar vitelogênese (figura 8). As fêmeas não reprodutivas nos meses iniciais da estação reprodutiva (setembro/outubro) foram em geral as fêmeas nascidas no mesmo ano, na estação reprodutiva anterior.

O tamanho da ninhada de fêmeas de *Liolaemus lutzae* foi em geral de 2 ovos (67,1 %), tendo ocorrido com menor frequência (27,1%) ninhadas de 3 ovos (figura 9). Ninhadas de 1 ou de 4 ovos (1,2 e 4,7 %, respectivamente), foram raras (figura 9). Os ovos mediram aproximadamente 7,0 a 8,0 mm de largura e 14,0 a 15,0 mm de comprimento. Em geral, cada ovo ou folículo vitelogênico desenvolvia-se em um dos ovidutos ou ovários, embora tenham ocorrido dois ovos ou folículos vitelogênicos em um único ovário ou oviduto, sem nenhum correspondente no lado oposto. O tamanho médio da ninhada nos meses iniciais da estação reprodutiva (set - dez) foi de 2,52 (N = 31), diferindo estatisticamente do tamanho médio da ninhada (2,22; N = 53), observado nos meses subsequentes da estação reprodutiva (jan - mar) (ANOVA, $F_{1,82} = 5,38$; $p < 0,05$; N = 84). A regressão entre o comprimento rostro anal das fêmeas e o tamanho da ninhada (figura 10) foi positiva e significativa ($p =$

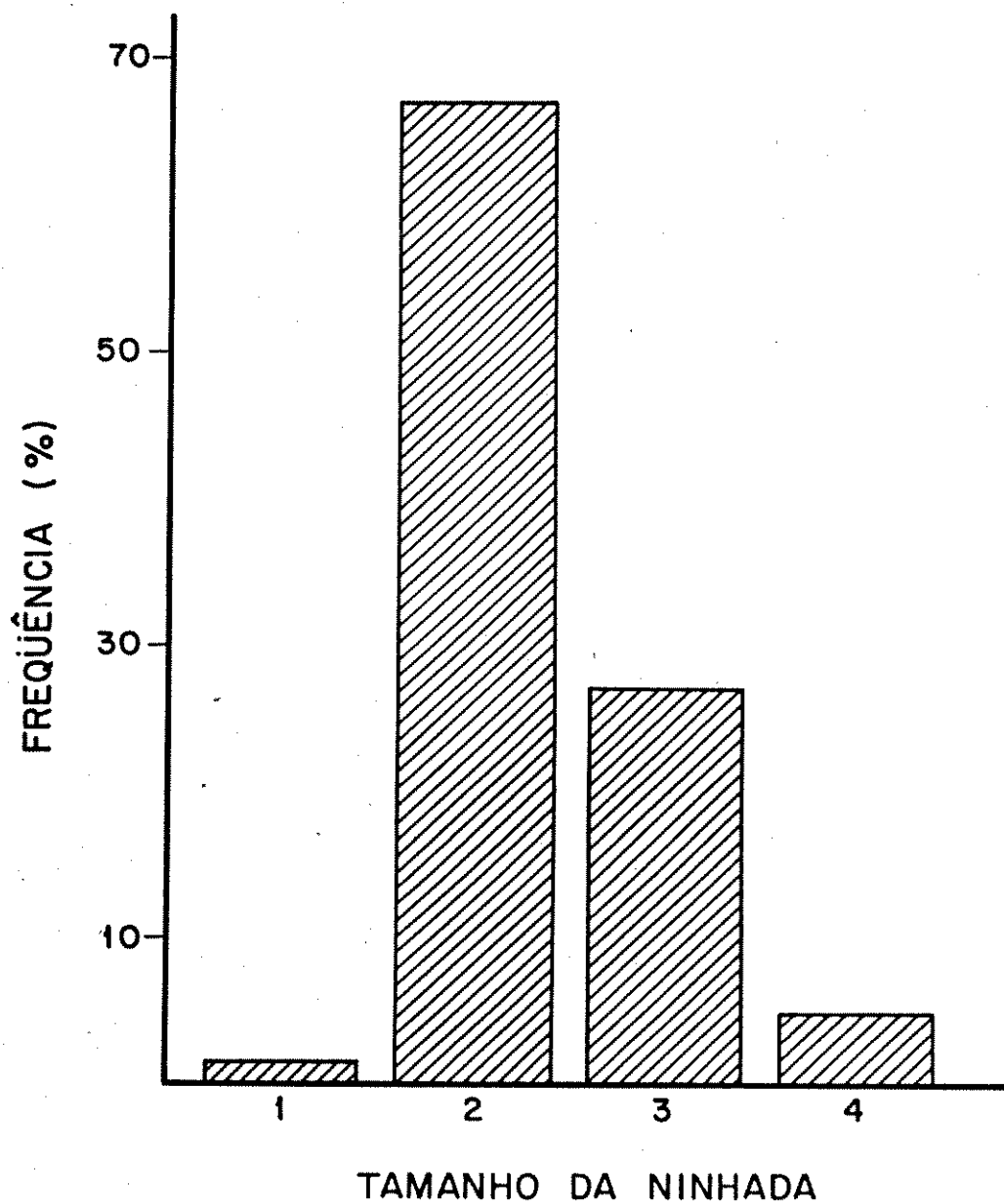


Figura 9 - Frequência de cada um dos tamanhos de ninhada de fêmeas de Liolaemus lutzae em Barra de Maricã. Figura baseada em 85 fêmeas reprodutivas.

0,0004 ; $Y = 0,64x - 1,505$; $N = 84$), mas o tamanho das fêmeas explicou pouca variação ($r^2 = 0,145$) no tamanho da ninhada. As maiores ninhadas em geral estavam associadas às maiores fêmeas (figura 10). O tamanho médio da ninhada para fêmeas na sua segunda estação reprodutiva, i.e., fêmeas com tamanho superior a 60,0 mm de RA (2,48 ; $N = 52$) foi significativamente maior que o tamanho médio da ninhada (2,06 ; $N = 32$) de fêmeas na sua primeira estação reprodutiva (aquelas com RA inferior a 60,0 mm.) (ANOVA, $F = 13,63$; $p < 0,001$).

Observações no campo por palpamento do abdômen repetidas vezes em três fêmeas marcadas, sugerem que fêmeas de Liolaemus lutzae podem produzir até 3 ninhadas ao longo da estação reprodutiva. A primeira ninhada foi produzida em setembro - outubro, a segunda em dezembro - janeiro, e a terceira em fevereiro - março.

A figura 11 mostra a variação no peso dos corpos gordurosos das fêmeas no período estudado. O peso dos corpos gordurosos variou significativamente ao longo dos meses, tanto em 1986 (ANOVA, $F_{12,91} = 18,42$; $p < 0,001$; $N = 103$), quanto em 1987 (ANOVA, $F_{5,50} = 83,16$; $p < 0,001$; $N = 55$). O ciclo dos corpos gordurosos (figura 11) variou inversamente com a atividade reprodutiva de L. lutzae (figura 8). A média da razão entre o peso dos corpos gordurosos e o peso das fêmeas foi em geral máxima entre maio e julho, com os corpos gordurosos representando em média 4,6 % do peso das fêmeas (figura 11). Contudo, em algumas fêmeas os corpos gordurosos nessa época do

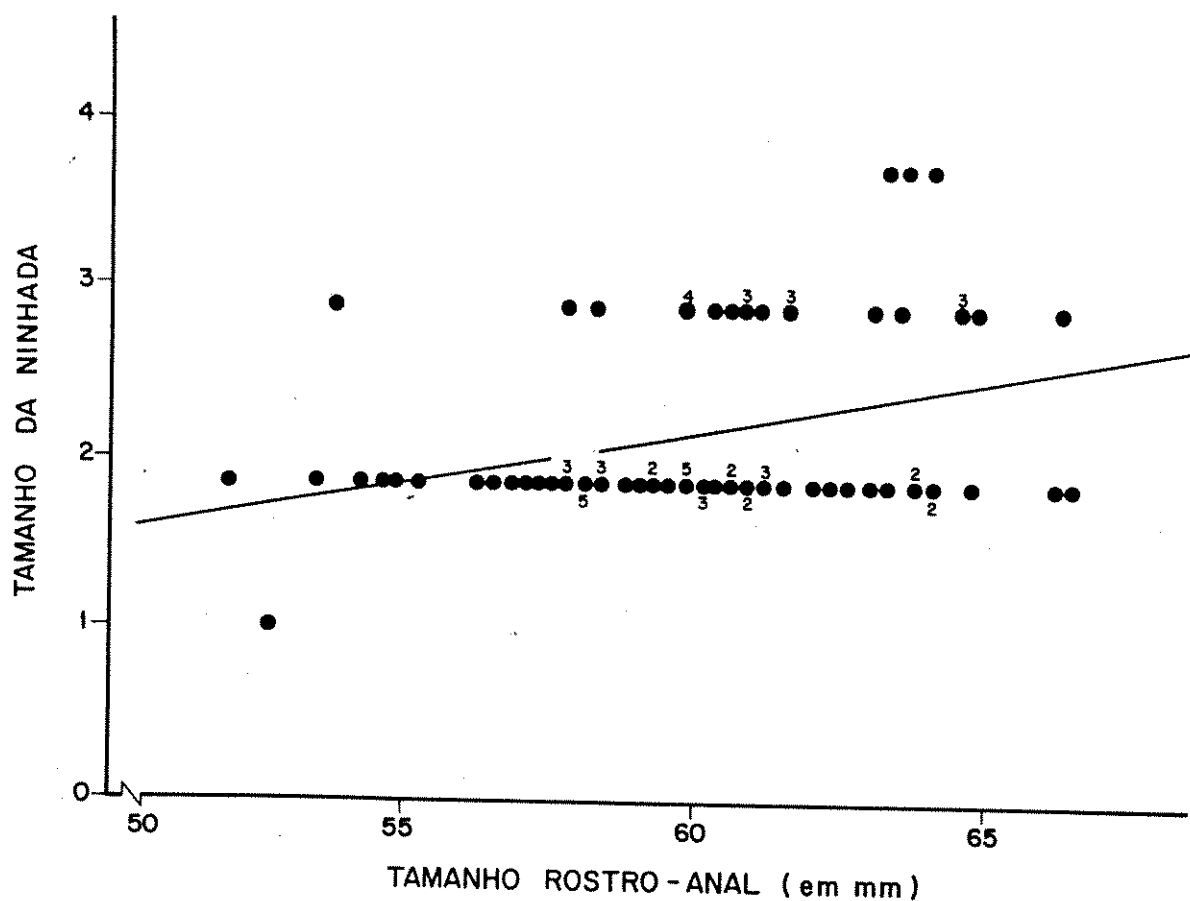


Figura 10 - Relação entre o tamanho corporal (em mm) e o tamanho da ninhada de fêmeas de *Liolaemus lutzae* em Barra de Maricá. $r = 0,38$; $p < 0,001$; $N = 84$; fecundidade = $0,064x - 1,505$.

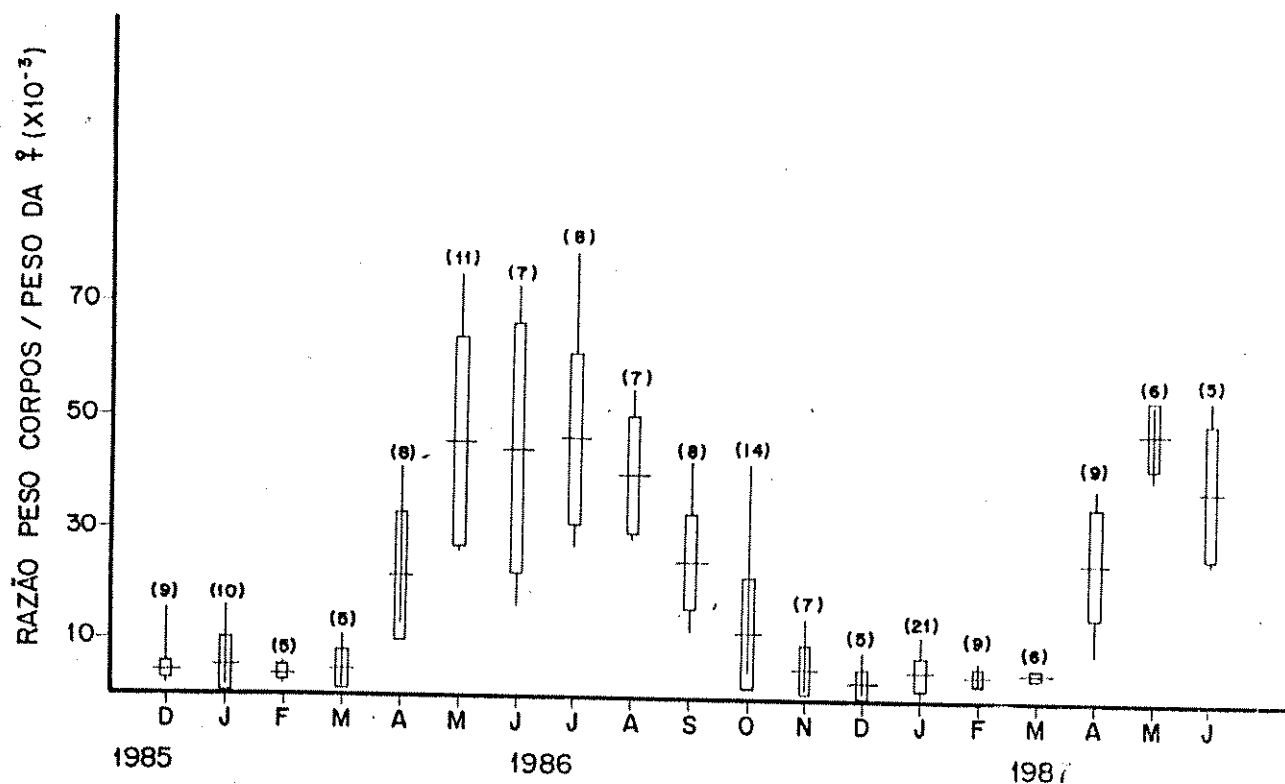


Figura 11 - Variação mensal no peso dos corpos gordurosos das fêmeas de *Liolaemus lutzae* em Barra de Maricã. Os valores expressam a razão entre o peso dos corpos gordurosos e o peso das fêmeas. As linhas horizontais verticais e as barras verticais representam, respectivamente, a média, amplitude e desvio padrão. Os números entre parênteses indicam o tamanho da amostra.

ano representaram até 8,0 % do peso corporal. A partir de julho o peso dos corpos começa a diminuir acentuadamente até outubro - novembro (figura 11). De novembro a março a quantidade de gordura nos corpos gordurosos pouco variou, mas a partir de abril as fêmeas rapidamente voltaram a acumular gordura, até atingir novamente o máximo entre maio e julho (figura 11).

A regressão entre a quantidade média de chuva mensal no último período normal (1931 -1960) e a atividade reprodutiva das fêmeas (medida pela frequência mensal de fêmeas reprodutivas) no respectivo mês foi positiva e significativa ($r^2 = 0.60$; $p < 0.01$).

III.1.b) CICLO NOS MACHOS

Tanto o volume dos testículos, quanto o peso dos corpos gordurosos de machos de *Liolaemus lutzae* variaram ao longo do período estudado. A figura 12 mostra a variação mensal no volume dos testículos e no peso dos corpos gordurosos . O volume dos testículos variou significativamente ao longo dos meses tanto em 1986 (ANOVA, $F_{11,78} = 10,75$; $p < 0,001$), quanto em 1987 (ANOVA, $F_{5,45} = 8,85$; $p < 0,001$). Similarmente, tanto o peso dos corpos gordurosos (figura 12) (ANOVA, $F_{12,75} = 25,57$; $p < 0,001$ em 1986, e $F_{5,45} = 9,59$; $p < 0,001$ em 1987), quanto o diâmetro médio dos poros cloacais (ANOVA, $F_{11,67} = 7,07$; $p < 0,001$, para 1986 e $F_{5,45} = 5,74$; $p < 0,001$ para 1987), variaram significativamente no período amostrado. O volume dos testículos foi máximo em setembro e outubro, com o diâmetro

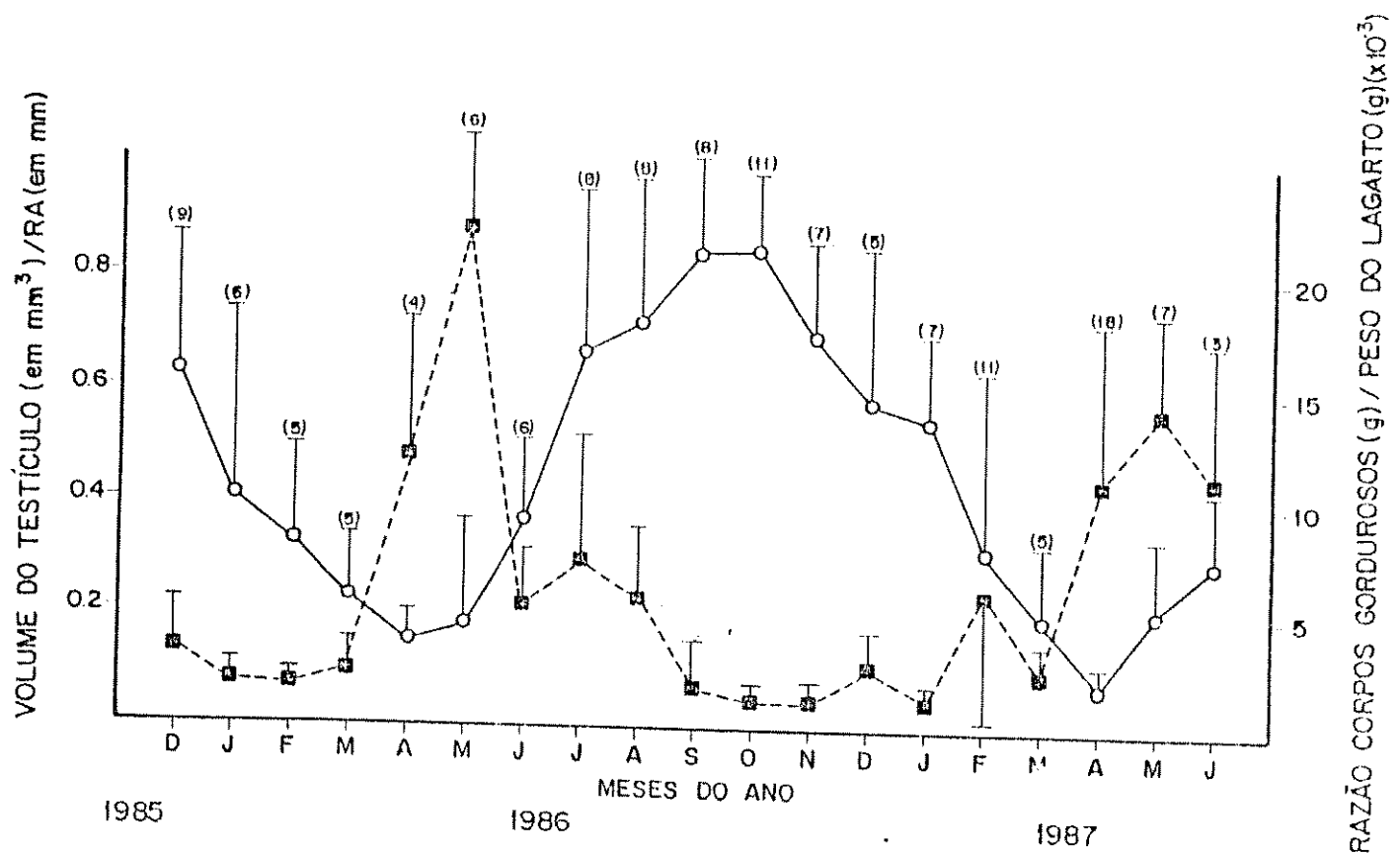


Figura 12 - Variação mensal no volume dos testículos (círculos) e no peso dos corpos gordurosos (quadrados) em machos de *Liolaemus lutzae*, em Barra de Maricá. Os valores de volume do testículo e do peso dos corpos gordurosos estão expressos pela razão destes para o tamanho e o peso do lagarto, respectivamente. As linhas verticais representam o desvio padrão. Os números entre parênteses representam o tamanho da amostra.

variando entre 5,0 e 7,0 mm., e decaindo a partir daí, mas esteve relativamente alargado (3,5 a 5,0 mm. de diâmetro) entre julho e janeiro (figura 12). Da mesma forma, no período setembro - outubro, os poros cloacais apresentaram o maior diâmetro médio ($\bar{X} = 0,67$ em setembro e $\bar{X} = 0,80$ em outubro), decaindo lentamente a partir daí. No período em que os poros anais estiveram alargados, apresentavam forte coloração laranja. O volume dos testículos foi mínimo em abril e maio (figura 12), quando o diâmetro médio dos poros anais também foi mínimo ($\bar{X} = 0,31$ em abril e $\bar{X} = 0,36$ em maio), além destes últimos apresentarem coloração amarelo-pálido a creme neste período. A regressão entre o volume dos testículos e o diâmetro médio dos poros anais foi significativa tanto em 1986 ($r^2 = 0,56$; $p < 0,001$; $N = 87$; $Y = 0,004 + 0,007 x$), quanto em 1987 ($r^2 = 0,68$; $p < 0,001$; $N = 51$; $Y = 0,004 + 0,012 x$). Contudo, o peso dos corpos gordurosos variou inversamente ao volume dos testículos (figura 12). A regressão entre estas variáveis foi negativa e significativa tanto em 1986 ($p < 0,01$; $N = 87$; $Y = 0,009 - 0,007x$), quanto em 1987 ($p < 0,001$; $N = 51$; $Y = 0,013 - 0,018x$), mas o volume dos testículos explicou apenas pequena parte da variação nos corpos gordurosos ($r^2 = 0,11$ em 1986, e $r^2 = 0,34$ em 1987).

O peso dos corpos gordurosos dos machos variou acentuadamente apenas entre março e junho nos dois anos (figura 12), quando os machos completaram aproximadamente 12 meses de idade e sofreram considerável diminuição no crescimento (figura 15). Os cortes histológicos das gônadas indicaram que os machos não possuíam espermatozóides nos epidídimos ou túbulos seminíferos

nos meses de abril, maio e junho. A partir de julho, todos os machos sexualmente maduros apresentaram espermatozóides livres na luz dos epidídimos e nos túbulos seminíferos. O menor tamanho rostro-anal encontrado de um macho sexualmente maduro (com espermatozóides nos túbulos seminíferos ou luz dos epidídimos), foi de 61,1 mm.

III.2) DISTRIBUIÇÃO DE IDADES E CRESCIMENTO CORPORAL.

A distribuição mensal de idades da população de Liolaemus lutzae variou significativamente tanto em 1986 (teste de Kruskal-Wallis, $H_c = 105,6$; $p < 0,001$), quanto em 1987 (teste de Kruskal-Wallis, $H_c = 84,1$; $p < 0,001$). A figura 13 mostra a distribuição de tamanhos dos lagartos a cada mês, e as tabelas II e III as frequências mensais de cada classe de tamanho no período estudado. O recrutamento, iniciou em dezembro e terminou em geral em abril do ano seguinte, em ambos os anos amostrados, quando os últimos jovens aparentemente recém eclodidos foram encontrados (figura 13). O menor jovem supostamente recém eclodido mediu 28,2 mm de comprimento rostro anal e a média dos 10 menores lagartos encontrados foi de 29,0 mm de RA. O recrutamento se sempre iniciou na segunda quinzena de dezembro, quando poucos jovens puderam ser encontrados e foi máximo entre janeiro e março. A partir daí, a frequência de nascimentos diminuiu até junho, quando terminou o recrutamento (figura 13). As tabelas II e III mostram as frequências mensais de cada classe de tamanho nos anos de 1986, 1987 e nos meses iniciais de 1988. Nos meses de recrutamento (com exceção de dezembro),

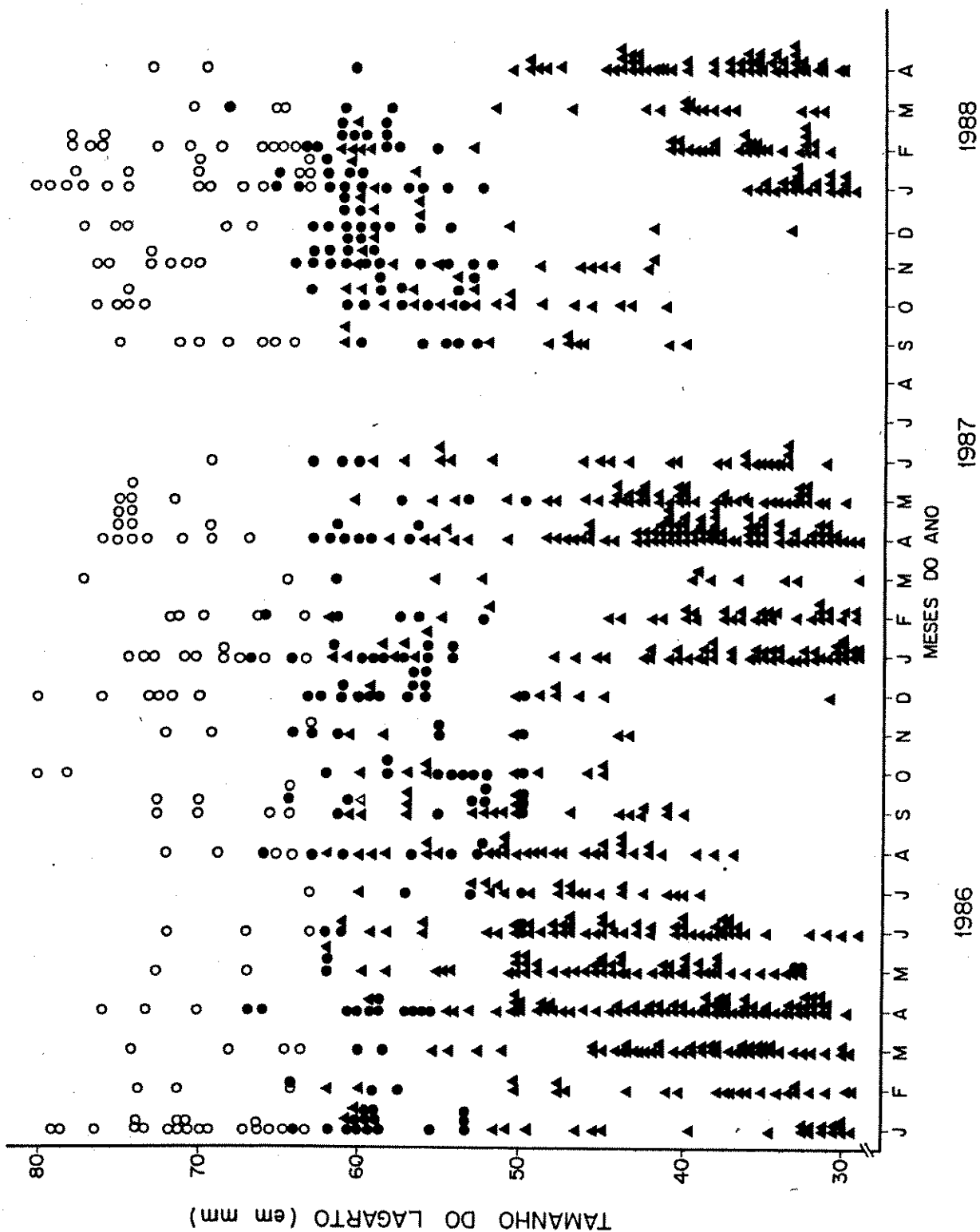


Figura 13 - Distribuição mensal de idades da população de *Liolaemus lutzae* em Barra de Maricá, durante os anos de 1986, 1987 e 1988. ▲ - juvenis; ● - fêmeas e ○ - machos adultos.

TABELA II - Frequências mensais de cada classe de tamanho rostro-anal (em mm) de *Liolaemus lutzae* em Barra de Maricá em 1986. Valores em porcentagem. Os números entre parênteses representam o tamanho da amostra.

Classe	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
29 - 39	31,8	54,0	54,2	46,3	32,6	27,8	5,9	8,1	0	0	0	3,6
40 - 49	6,3	22,0	25,0	25,0	38,8	46,2	41,2	27,0	24,3	21,0	15,4	17,9
50 - 59	20,6	12,0	12,5	20,0	18,4	14,8	41,2	40,5	40,5	58,0	30,8	35,7
60 - 69	23,8	12,0	6,3	5,0	8,2	9,3	11,7	21,6	24,3	10,5	46,1	21,4
70 - 80	17,5	0	2,0	3,7	2,0	1,9	0	2,7	10,9	10,5	7,7	21,4
	(57)	(30)	(53)	(90)	(56)	(60)	(24)	(43)	(35)	(19)	(13)	(27)

TABELA III. - Frequências mensais de cada classe de tamanho rostro-anal (em mm) de *Liolaemus lutzae* em Barra de Maricá, em 1987 e meses iniciais de 1988. Valores em porcentagem. Os números entre parênteses representam o tamanho da amostra.

Classe	1 9 8 7												1 9 8 8			
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A
39 - 39	47,1	53,7	47,0	44,4	42,6	40,7	-	-	0	0	0	4,7	39,3	41,9	42,9	53,4
40 - 49	13,9	14,6	23,5	21,0	36,2	22,2	-	-	30,4	12,0	21,6	0	0	7,3	23,8	39,3
50 - 59	18,6	12,2	11,8	13,6	10,6	22,3	-	-	26,1	57,6	27,0	38,1	11,5	14,5	9,5	1,7
60 - 69	14,3	14,6	11,8	9,9	2,1	14,9	-	-	30,4	15,2	32,4	42,9	31,1	23,6	19,0	3,4
70 - 80	7,1	4,9	5,9	11,1	9,5	0	-	-	13,1	15,2	19,0	14,3	18,0	12,7	4,3	1,7
	(75)	(43)	(12)	(106)	(36)	(29)	-	-	(21)	(35)	(33)	(21)	(41)	(55)	(21)	(58)

predominaram, em geral, lagartos da classe de tamanho 29-39 mm de CRA. A partir de maio -junho, a classe de tamanho mais frequente foi a de 40 a 49 mm de CRA (tabelas II e III). Entre agosto e outubro em geral predominaram lagartos da classe de tamanho 50 a 59 mm de CRA. Em novembro e dezembro predominaram as classes de tamanho 50 a 59 mm e 60 a 69 mm de CRA (tabelas II e III, figura 13).

A razão sexual entre os jovens foi de 0,494 : 0,506 ($N = 168$) em 1986, e de 0,516 : 0,484 ($N = 188$) em 1987 e em ambos os casos não diferiram estatisticamente da razão 1 : 1 (teste χ^2 ; $p < 0,05$). Entre os adultos amostrados durante o período de recrutamento, a razão sexual foi levemente voltada para as fêmeas em ambas estações reprodutivas amostradas (0,482 : 0,518, em 1986/87 e 0,478 : 0,522, em 1987/88), mas nas duas ocasiões as razões não diferiram significativamente da razão 1:1 ($\chi^2 = 0,0013$, $N = 91$, em 1986/87 e $\chi^2 = 0,0019$, $N = 73$, em 1987/88).

Tanto machos quanto fêmeas cresceram rapidamente nos primeiros 12 meses após o nascimento; a partir daí o crescimento diminuiu sensivelmente. As figuras 14 e 15 mostram o crescimento de diferentes fêmeas e machos respectivamente, ao longo de 1986, 1987 e 1988. As fêmeas em geral atingiram tamanhos próximos a 60 mm de comprimento rostro-anal ao completarem 12 meses (figura 14), mas machos atingiram tamanhos superiores (aproximadamente 70,0 mm) no mesmo intervalo de tempo (figura 15). Os dados

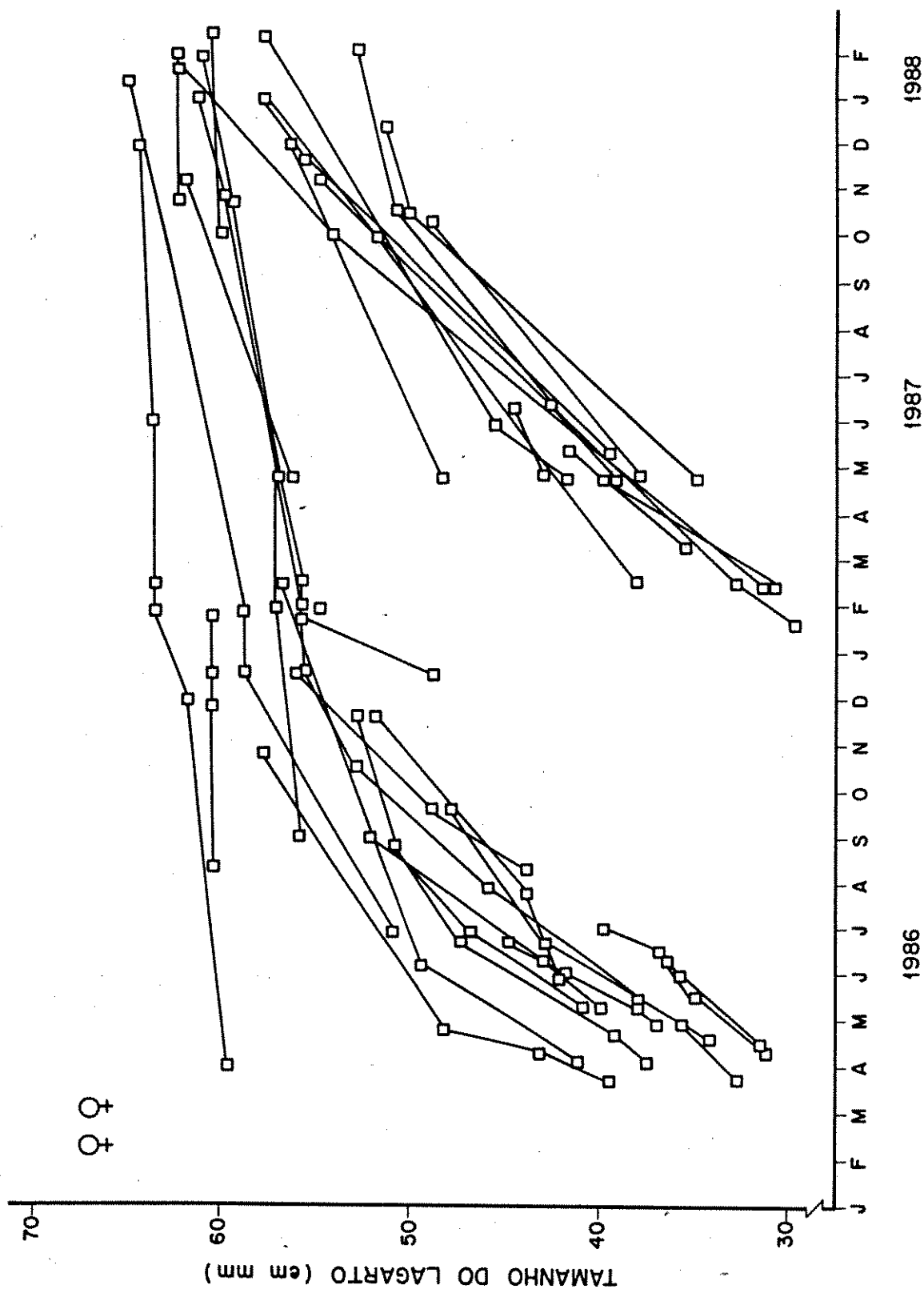


Figura 14 - Curvas de crescimento corporal (em mm) de diferentes fêmeas de *Liolaemus lutzae* em Barra de Maricá, durante 1986, 1987 e 1988. Figura baseada em 21 fêmeas.

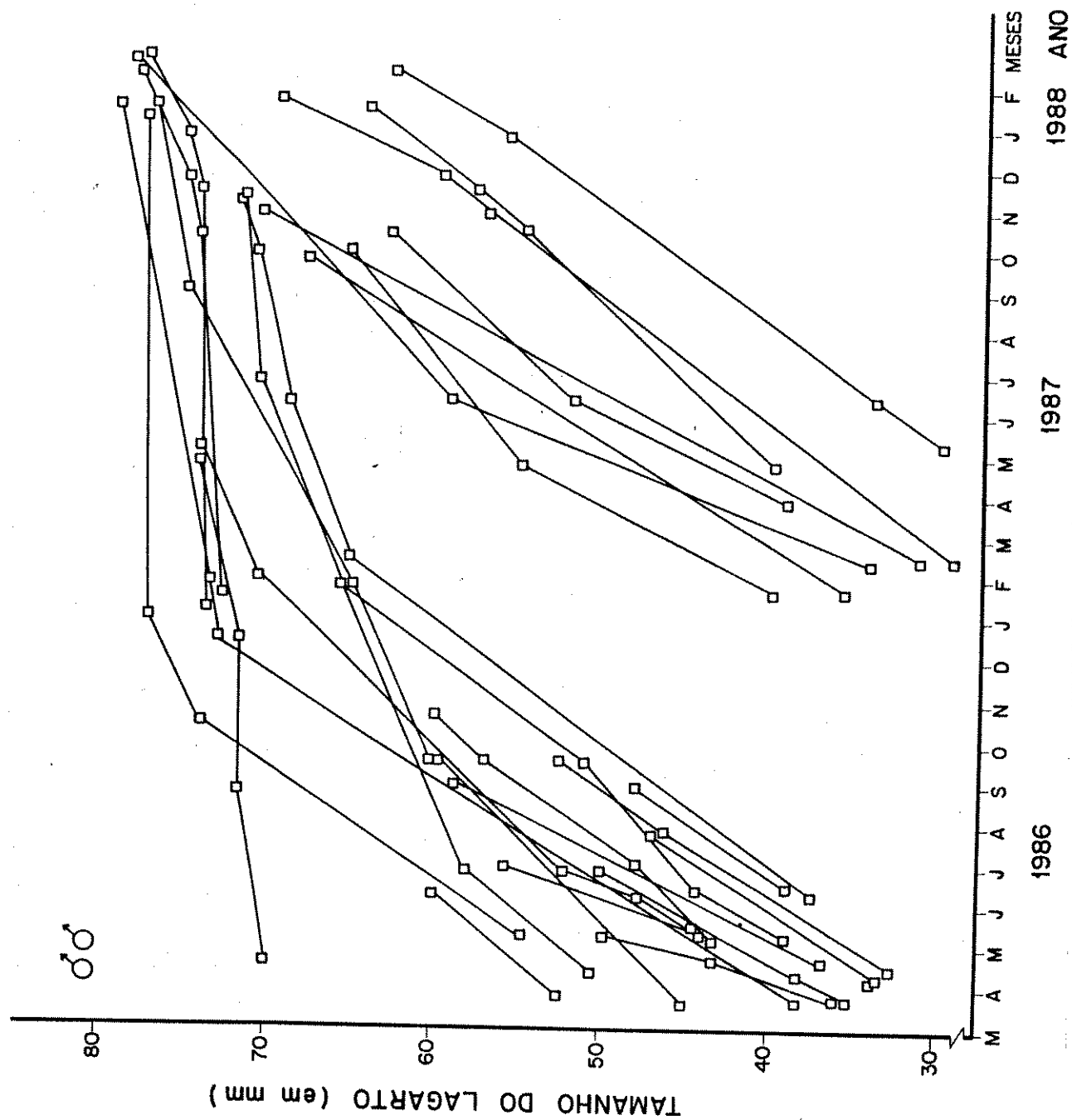


Figura 15 - Curvas de crescimento corporal (em mm) de diferentes machos de Liolaemus lutzae em Barra de Maricá, durante os anos de 1986, 1987 e 1988. Figura baseada em 25 machos.

obtidos indicam que o tamanho atingido por machos quando adultos é sempre superior ao das fêmeas, que em nenhum caso atingiram tamanhos de 70,0 mm.

A taxa de crescimento corporal em ambos os sexos esteve negativamente relacionada com o tamanho e a idade. A Figura 16 mostra a regressão entre o tamanho rostro-anal e a correspondente taxa de crescimento corporal de machos e fêmeas. Tanto para fêmeas ($r = -0,82$; $r^2 = 0,67$; $p < 0,001$; $N = 41$; $Y = -0,0042x + 0,291$), como para machos ($r = -0,81$; $r^2 = 0,65$; $p < 0,001$; $N = 49$; $Y = -0,0031x + 0,273$), a taxa de crescimento corporal decresceu significativamente ao aumentar o tamanho do animal (figura 16). Contudo, embora a taxa de crescimento dos machos tenha decrescido menos abruptamente (Figura 16), não houve diferença significativa entre a inclinação das duas retas ($t = 1,73$; $0,10 > p > 0,05$). O tamanho rostro-anal no qual a reta de regressão intercepta o eixo X, quando a taxa de crescimento iguala a zero (tamanho máximo teórico), foi maior para os machos (87,0 mm) que para as fêmeas (69,5 mm). A taxa média de crescimento corporal entre juvenis foi de $0,145 \pm 0,040$ mm / dia (amplitude 0,080 - 0,207) para os machos (Tabela IV), e de $0,121 \pm 0,03$ mm / dia (amplitude 0,079 - 0,200) para as fêmeas. Estas médias diferiram estatisticamente (ANOVA; $F_{1,50} = 5,63$; $p < 0,05$; $N = 52$), embora esses grupos não tenham diferido em tamanho corporal (ANOVA; $F_{1,50} = 4,024$; $p > 0,05$; $N = 52$). A taxa média de crescimento corporal ($\bar{x} = 0,048 \pm 0,020$) de fêmeas após atingirem a maturidade sexual e até completarem seu primeiro ano (aproximadamente 60,0 mm. de CRA) foi

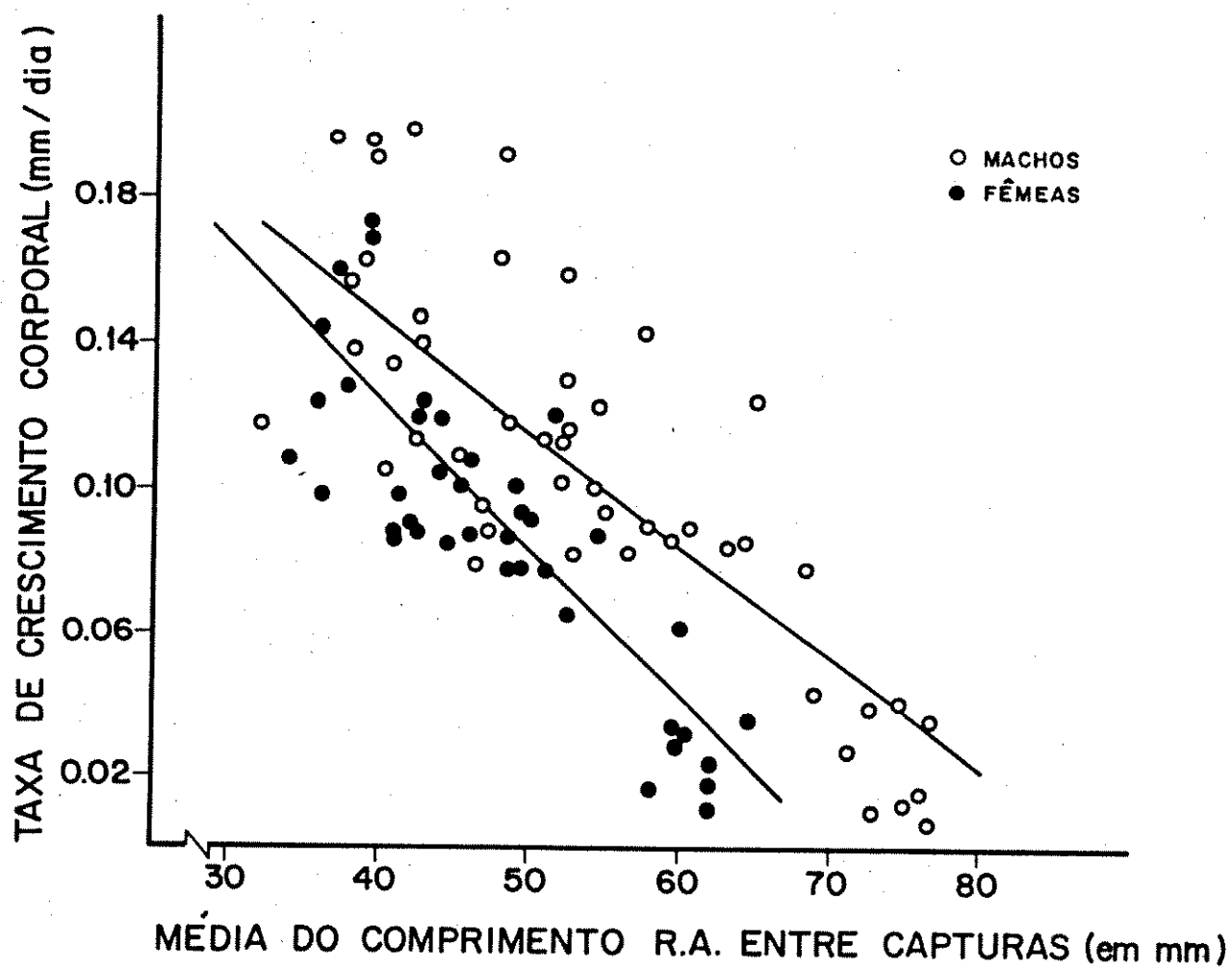


Figura 16 - Relação entre o tamanho corporal (em mm) e a respectiva taxa de crescimento (em mm por dia) de machos (círculos claros) e fêmeas (círculos escuros) de Liolaemus lutzae. Para os machos $r = -0,81$; $R^2 = 0,65$; $p < 0,001$; $N = 49$; $y = -0,0031x + 0,2730$ e para as fêmeas $r = -0,82$; $R^2 = 0,67$; $p < 0,001$; $N = 41$; $y = -0,0042x + 0,2910$.

TABELA IV - Média, desvio padrão, amplitude (entre parênteses) e significância das diferenças entre as taxas de crescimento corporal (em mm./dia) de juvenis, machos e fêmeas na primeira estação reprodutiva e machos e fêmeas ao longo do segundo ano de vida.

	FEMEAS	MACHOS	F	p
JUVENIS	0,121 $\pm$ 0,03 (0,079 - 0,200) N = 28	0,145 $\pm$ 0,04 (0,080 - 0,207) N = 24	5,63	p < 0,05
ADULTOS NA 1 ESTAÇÃO REPRODUTIVA	0,048 $\pm$ 0,02 (0,017 - 0,088) N = 9	0,118 $\pm$ 0,03 (0,083 - 0,193) N = 14	33,52	p < 0,001
ADULTOS NO 2 ANO	0,019 $\pm$ 0,01 (0 - 0,036) N = 8	0,024 $\pm$ 0,01 (0,007 - 0,041) N = 8	0,62	p > 0,05

significativamente menor que a dos machos ($\bar{x} = 0,118 \pm 0,030$) de tamanho corporal equivalente (ANOVA; $F_{1,21} = 33,52$; $p < 0,001$; $N = 22$) (tabela IV). A taxa média de crescimento corporal para os lagartos no segundo ano de vida foi de $\bar{x} = 0,024 \pm 0,010$ para machos e $\bar{x} = 0,019 \pm 0,010$ para fêmeas e estas médias não diferiram estatisticamente (ANOVA; $F = 0,619$; $p > 0,05$; $N = 16$) (tabela IV).

A figura 17 mostra as curvas relacionando o tamanho rostro-anal e a idade para fêmeas e machos, preditas a partir do modelo de Webb et al. (1978). Machos e fêmeas começaram a diferir em tamanho por volta de 60 dias após o nascimento, quando ambos possuem aproximadamente 37,5 mm. de CRA, atingindo a partir daí tamanhos diferentes com a mesma idade.

A figura 18 mostra a regressão entre o tamanho rostro-anal (em mm) e o peso corporal (em g.) das fêmeas ($r^2 = 0,98$; $r = 0,96$; $p < 0,001$; $N = 301$), e a figura 19 a regressão equivalente para os machos ($r^2 = 0,97$; $r = 0,95$; $p < 0,001$; $N = 237$). Machos e fêmeas pesaram ao nascimento aproximadamente 0,7 g., mas o peso diferiu quando adultos. Fêmeas adultas pesaram entre 7 a 11 vezes o peso do nascimento (5 a 8 g), e machos, 14 a 20 vezes o peso do nascimento (10 a 14 g).

Raramente lagartos marcados foram encontrados após a segunda estação reprodutiva.

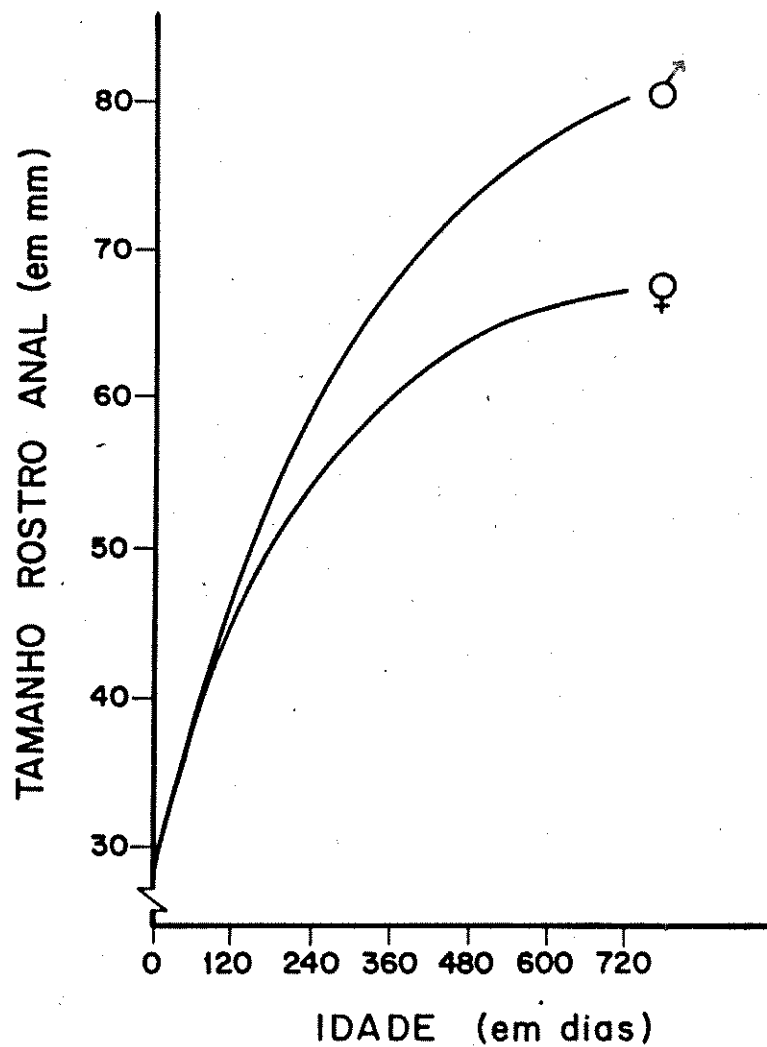


Figura 17 - Curva de crescimento relacionando tamanho corporal (em mm) e idade (em dias) de machos e fêmeas de Liolaemus lutzae em Barra de Maricá. Idades preditas baseado no modelo de Webb et al. (1978).

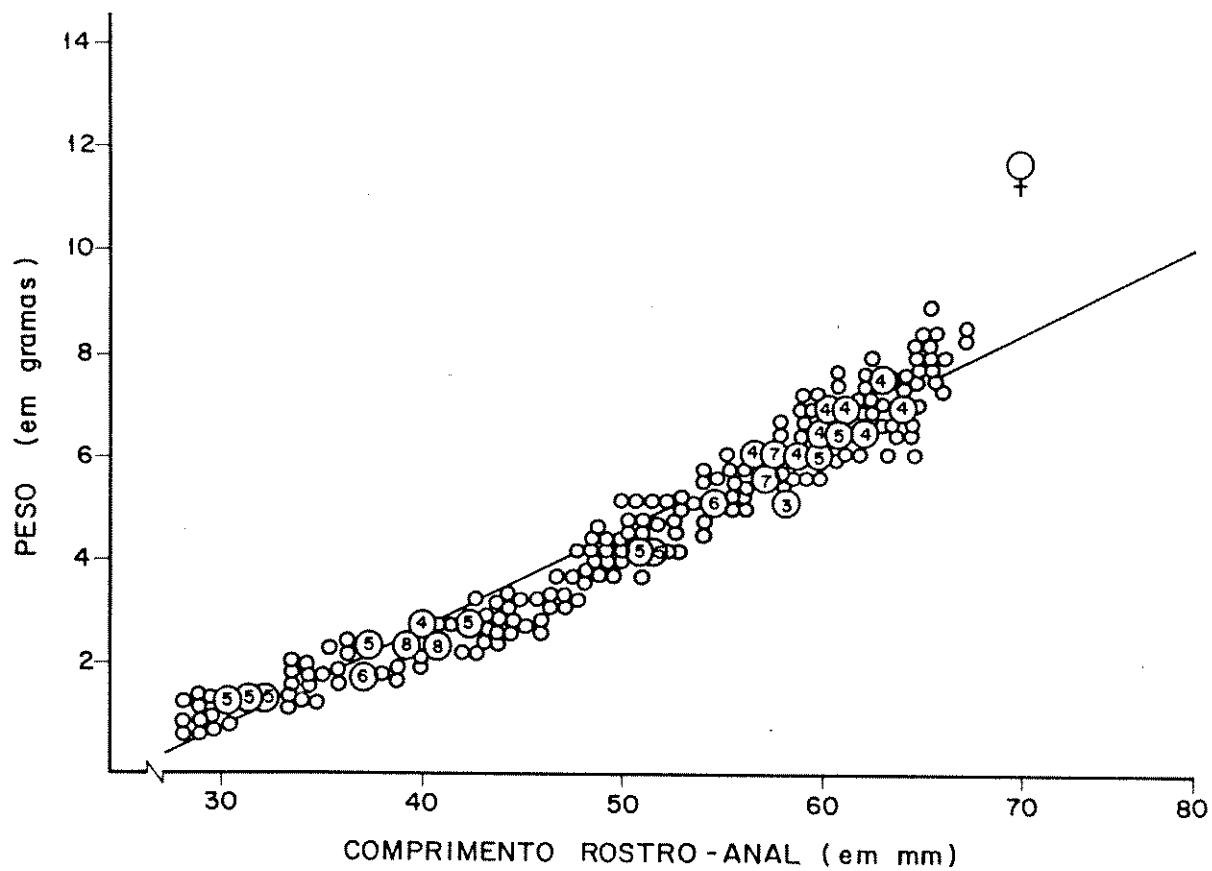


Figura 18 - Relação entre o tamanho corporal (em mm) e o peso (em gramas) em fêmeas de Liolaemus lutzae. $r = 0,978$; $N = 301$ Os círculos com números no interior indicam pontos repetidos.

III.3) ESFORÇO REPRODUTIVO

A tabela V mostra o total de calorias estimado, o peso úmido (em gramas) e a porcentagem de água nos ovos, ninhada (número de ovos postos por vez) no corpo de *L. lutzae*. Os ovos oviducais de *L. lutzae* eram oblongos e em geral mediram 6,0 a 8,5 mm de largura, 13,0 a 17,0 mm de comprimento e pesaram em média $0,477 \pm 0,058$ g (amplitude 0,367 - 0,572; N = 30) quando úmidos. As ninhadas das 13 fêmeas amostradas, quando úmidas, pesaram em média $1,100 \pm 0,271$ g (amplitude 0,737 - 1,717; N = 13), enquanto que as respectivas fêmeas excluindo sua ninhada, pesaram quando úmidas em média $5,490 \pm 0,680$ g (amplitude 3,680 - 6,330; N = 13) (tabela V). A porcentagem de água no corpo das fêmeas ($\bar{x} = 72,5 \pm 1,1$; amplitude 70,7 - 73,7; N = 13) foi superior a porcentagem de água nos ovos ($\bar{x} = 60,3 \pm 4,3$; amplitude 53,3 - 65,5; N = 30) (tabela V). O coeficiente de variação da porcentagem de água nos corpos de fêmeas foi de 1,52 %, enquanto nos ovos foi de 7,13 %.

O total de calorias / g. estimado nos ovos foi em média 1066 ± 138 cal (amplitude 819 - 1379; N = 30), nas ninhadas foi de 2359 ± 454 cal (amplitude 1748 - 3393; N = 13), enquanto no corpo das fêmeas foi de 12351 ± 1553 cal/g. (amplitude 8614 - 13856; N = 13) (tabela V).

O peso úmido das ninhadas representou em média 20,2 % (amplitude 16,1 - 27,3; N = 13) do peso das fêmeas, descontado o

TABELA V - Média, desvio padrão e amplitude (entre parênteses)
do total de calorias estimado, peso úmido (em gramas) e
porcentagem de água nos ovos, ninhada e corpo de 13 fêmeas de
Liolaemus lutzae.

	Total de cal./g.	Peso úmido (em gms.)	% de água
OVO	1066 ± 138 (819 - 1379)	0,477 ± 0,06 (0,367 - 0,572)	60,3 ± 4,3 (53,3 - 65,5)
NINHADA	2359 ± 454 (1748 - 3393)	1,100 ± 0,27 (0,737 - 1,717)	"
CORPO DA FÊMEA	12351 ± 1553 (8614 - 13856)	5,49 ± 0,74* (3,68 - 6,33)	72,5 ± 1,1 (70,7 - 73,7)

* Descontado o peso dos ovos.

peso das ninhadas. O total de calorias por ovo representou em média 9,38% (amplitude 6,0 - 14,9 %; $N = 13$), do total de calorias no corpo das fêmeas (tabela VI). A regressão entre a razão de calorias na ninhada / tamanho da fêmea contra o tamanho das fêmeas foi baixa, mas positiva e significativa ($r = 0,57$; $p < 0,05$; $N = 13$). A média desta razão entre as fêmeas na sua primeira estação reprodutiva foi de 0,179 ($N = 6$) e entre as fêmeas na sua segunda estação reprodutiva, de 0,192 ($N = 7$). Contudo, estas médias não diferiram estatisticamente (ANOVA; $F = 0,744$; $p > 0,05$).

III.4) DIMORFISMO SEXUAL

Os dados obtidos indicam haver acentuado dimorfismo sexual em *Liolaemus lutzae*, com machos atingindo tamanho superior ao das fêmeas. Os sexos diferiram significativamente nas quatro variáveis testadas (CRA, LM, RCL e RCT) conjuntamente (análise de variância multivariada; $F_{4, 287} = 171,25$; $N = 292$; $p < 0,001$) e em cada variável isoladamente. A tabela VII mostra as médias, os desvios padrões, os valores máximo e mínimo de cada variável, os valores de F e as significâncias das diferenças nos testes univariados e na análise multivariada.

O maior tamanho rostro-anal encontrado para fêmeas foi de 67,0 mm, enquanto para machos foi de 80,0 mm. As fêmeas adultas mediram em média 59,9 mm de CRA, enquanto os machos adultos em média 70,9 mm. A razão média entre o tamanho dos machos para o das fêmeas foi de 118,4 %, quando consideradas as

TABELA VI - Razões* entre valores de unidades reprodutivas e corporais de 13 fêmeas de *Liolaemus lutzae*. Os números representam médias e amplitude (entre parênteses).

Ninhada úmida (g.)	Total cal./ovo	Cal. ovos/estação	Cal. ninh.
Fêmea úmida (g.)	Total cal.fêm.	Cal. Fêmea	Cal.fêmea
0,202	0,094	0,518	0,193
(0,161 - 0,273)	(0,060 - 0,149)	-	(0,149-0,246

* índices usados em geral como medida relativa do esforço reprodutivo para efeito de comparações entre espécies.

TABELA VII - Média, desvio padrão e comparação entre medidas biométricas de 132 machos adultos e 160 fêmeas adultas de *Liolaemus luizae*, através de análise de variância multivariada. CRA, comprimento rostro-anal; LM, largura da mandíbula; RCL, comprimento rosto comissura labial; RCT, comprimento rostro canto do tímpano. Todas medidas estão em milímetros.

Variação	Média ± DP	> Tamanho	< Tamanho	F	GL	Probabilidade
RA m	70,9 ± 5,2	80,0	61,1			
f	59,9 ± 3,7	67,0	51,5	444,4	1,290	p < 0,001
LM m	11,7 ± 1,0	14,2	9,5			
f	9,7 ± 0,6	11,2	7,7	450,5	1,290	p < 0,001
RCL m	11,0 ± 1,8	13,8	8,4			
f	8,6 ± 0,5	10,0	7,1	14,6	1,290	p < 0,001
RCT m	16,4 ± 1,0	18,2	14,1			
f	13,2 ± 0,8	15,5	11,3	636,7	1,290	p < 0,001
ANOVA multivariada Wilks Lambda						
				171,3	4,287	p < 0,001

medidas médias dos adultos, e de 119,4 % quando considerados os tamanhos máximos encontrado para cada sexo. Esta razão entre os tamanhos mínimos na maturidade foi de 121,1 %.

A figura 20 mostra as principais diferenças na morfologia externa de machos e fêmeas de *L. lutzae*. A forma do bordo anterior da cloaca nos machos é reta (bordo em "U") e provida de poros anais dispostos lado a lado em sequência e variando de 4 a 8 (figura 20). Nas fêmeas, a forma do bordo anterior da cloaca é angulosa (bordo em "V") e desprovida destes poros (figura 20). As escamas ventrais à frente da cloaca são mais alargadas e dispostas mais regularmente nos machos, enquanto que nas fêmeas são menores e dispostas de forma irregular (figura 20). As escamas da face ventral das coxas nos machos são amarelo claro, formando uma tarja nesta região, enquanto nas fêmeas são brancas. Contudo, esta coloração dos machos desaparece logo após a fixação.

As marcas de abocanhamento por coespecíficos nos corpos foram mais frequentes entre agosto e janeiro (78,6 %; N = 22) que entre fevereiro e julho (21,4 %; N = 6). Estas marcas em geral estavam presente nos machos, tendo sido encontrada apenas uma vez em uma fêmea.

Ao longo do estudo, por 19 vezes foram encontrados dois ou mais lagartos adultos sob um mesmo abrigo e em todos os casos corresponderam a um macho e uma fêmea, ou um macho e mais que uma fêmea.

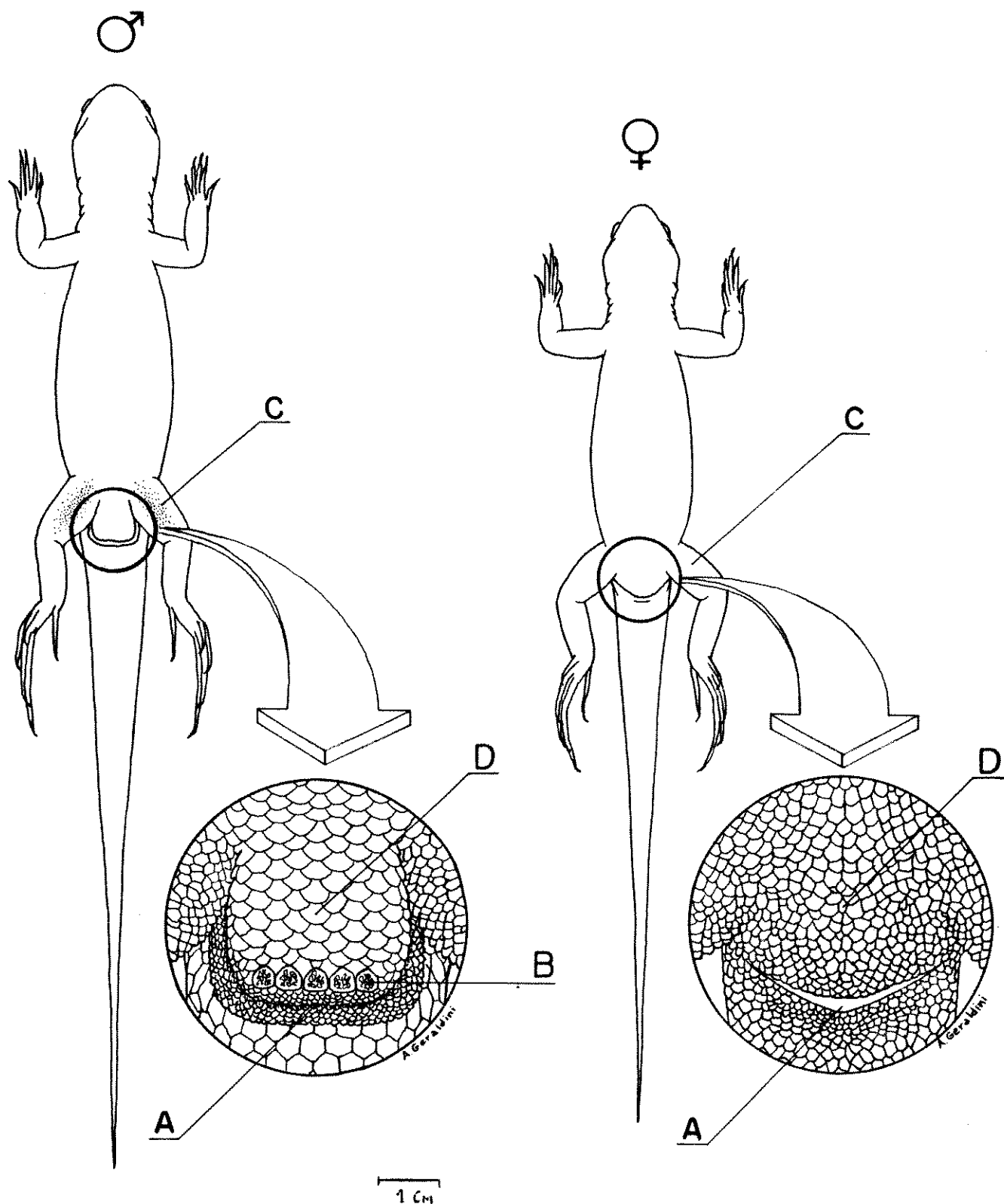


FIGURA 20 - DIFERENÇAS MORFOLÓGICAS EXTERNAS ENTRE MACHOS (ESQUERDA) E FÊMEAS (DIREITA) DE *Liolaemus lutzae* NA RESTINGA DE BARRA DE MARICÁ - RJ. DESENHOS EM TAMANHO NATURAL.

IV) DISCUSSÃO

IV.1) CICLOS GONADAIS E DISTRIBUIÇÃO DE IDADES

Os dados obtidos indicam que Liolaemus lutzae é uma espécie ovípara, que possui uma estação reprodutiva bem marcada entre setembro e março. Essa espécie possui um período refratário que vai de abril a agosto nas fêmeas e de março a junho nos machos. Entre os lagartos tropicais os três tipos de ciclos reprodutivos conhecidos são, segundo Sherbrooke (1975) : contínuo (Wilhoft, 1963; Inger & Greenberg, 1966); contínuo com variação na atividade reprodutiva (Licht & Gorman, 1970; Sexton et al., 1971; Ruibal et al., 1972) e descontínuo (Licht & Gorman, 1970 ; Marion e Sexton, 1971). Os dados obtidos sugerem que L. lutzae possui um ciclo reprodutivo do tipo não-contínuo.

O fato de que, entre novembro e fevereiro, na estação reprodutiva todas as fêmeas sexualmente maduras estavam reprodutivas, indica que a reprodução dessa espécie em Barra de Maricá é anual. Quando mais que 50 % das fêmeas maduras estão reprodutivamente ativas ao longo da estação, a população é de reprodução anual e, em caso contrário, bianual (Blem, 1982). Além disso, a inexistência de fêmeas não reprodutivas neste mesmo período pode sugerir que as fêmeas produzam ninhadas sucessivas ao longo da estação reprodutiva e, logo que os ovos de uma ninhada são postos, novos folículos ovarianos iniciam oitelogênese.

A relação positiva é altamente significativa entre o nível de atividade gonadal das fêmeas e a pluviosidade de longo termo na região. Esse fato indica haver uma estreita relação entre as duas variáveis, podendo a precipitação constituir uma importante fonte de regulação da atividade reprodutiva das fêmeas. No período entre abril e agosto, em que a pluviosidade foi mínima, não foram encontradas fêmeas reprodutivas, mas as fêmeas neste período acumularam gordura nos corpos gordurosos. No período em que a pluviosidade é máxima, entre dezembro e março, todas as fêmeas adultas estavam reprodutivas. Adicionalmente, o recrutamento nos dois anos iniciou na segunda quinzena de dezembro, sendo também máximo, quando a pluviosidade e a produtividade animal, em termos de artrópodos (Vallejo & Vallejo, 1981) e vegetal (Furtado, 1988) na área, foram máximas.

A sazonalidade na reprodução é comum entre as espécies de lagartos da zona temperada (Fitch, 1980). A temperatura e o fotoperíodo são fatores determinantes nas zonas temperadas, onde a amplitude térmica anual e a grande variação no fotoperíodo podem determinar um período de hibernação para muitas espécies (Bartholomew, 1953; Mayhew, 1961; 1964; Licht, 1966; 1973). Já nos trópicos, em que a temperatura e o fotoperíodo sofrem menor variação e onde a seca é comparável ao frio prolongado das zonas temperadas (Tinkle, 1967; Pianka, 1970b), a precipitação tem sido demonstrada como principal fator influenciando o ciclo reprodutivo das espécies de lagartos (Licht & Gorman, 1970; Sexton et al., 1971; Ruibal et al., 1972). A região de Barra de Maricá é um ambiente tipicamente tropical, sazonal e com uma

estação seca bem marcada (Nimer, 1979). Contudo, para Liolaemus lutzae, a importância da chuva como fator regulador do ciclo reprodutivo, provavelmente se expressa tanto pela maior umidade, fundamental para impedir a dessecação dos ovos, como pela maior produtividade animal e vegetal (Vallejo & Vallejo, 1981; Furtado, 1988), garantindo a disponibilidade de recursos. O fato de que durante o período mais seco do ano na região (maio - agosto) tanto machos como fêmeas acumularam gordura nos corpos gordurosos, sugere que nesta época, alimento para eles não seja limitante. Alguns estudos (Sexton et al. 1971; Licht, 1974) têm sugerido que o acúmulo de gordura nos corpos gordurosos durante a estação seca indica que o alimento não limitaria a reprodução nestas populações de lagartos. Sexton et al. (1971) argumentaram que, como gordura poderia ser acumulada durante a seca pelo lagarto Anolis limifrons no Panamá, a variação na disponibilidade de alimento poderia ser excluída como fator regulador do ciclo reprodutivo desta espécie. Isto poderia levar à idéia de que as diferenças na produtividade na área não seria um fator importante na regulação do ciclo reprodutivo de Liolaemus lutzae. Contudo, algumas evidências sugerem o contrário. Em estudo anterior, Rocha (1985a) mostrou que jovens de L. lutzae são exclusivamente carnívoros desde o nascimento e até aproximadamente 38,0 mm de CRA. A partir deste tamanho os jovens começam a consumir alimento vegetal, a taxa de consumo de material vegetal aumentando com a idade, até que adultos são onívoros e primariamente herbívoros. Por outro lado, a disponibilidade de artrópodos no solo em Barra de Maricá é menor

na estação seca que durante a estação de chuvas (Vallejo & Vallejo, 1981). Outros estudos têm também demonstrado a variação na abundância de artrópodos em ambientes com sazonalidade bem marcada no regime de chuvas, indicando uma disponibilidade maior desses organismos nos períodos mais úmidos (Pipkin, 1965; Ballinger & Ballinger, 1979). Assim, provavelmente a proteína animal, fundamental ao crescimento e ao desenvolvimento inicial dos jovens (Mayhew, 1963b; Parker, 1972; Johnson & Lillywhite, 1979) e presente nos artrópodos em maior abundância na estação das chuvas, seria fator de importância influenciando no ciclo reprodutivo de L. lutzae. A seleção ajustou a entrada de jovens com o período em que a oferta de proteína animal é maior. Já na estação mais seca, provavelmente artrópodos representam um recurso limitante, mas a maior parte dos jovens já cresceram, ultrapassando a fase mais crítica inicial, e agora grande parte da dieta é complementada com material vegetal. Embora a produtividade vegetal também varie na área ao longo do ano (Furtado, 1988), é provável que o menor valor de oferta vegetal na estação seca associado aos artrópodos disponíveis, não ultrapasse o limite inferior fundamental para manter a população. Dessa forma, L. lutzae tem alimento disponível para se manter e ainda acumular energia sob a forma de gordura para investir na reprodução em períodos mais favoráveis.

A maior produtividade vegetal durante as chuvas deve ainda ser de grande importância na produção das ninhadas subsequentes à primeira (veja próxima seção), para as fêmeas

adultas onívoras. Por outro lado, os ovos após colocados requerem quantidades regulares de umidade, sem a qual dessecam, tornando-se inviáveis (Fitch, 1980). Assim, provavelmente, o risco de dessecação dos ovos por falta de umidade e a baixa oferta de alimento de origem animal na época seca representaram importantes elementos na seleção que determinou o ciclo reprodutivo de *L. lutzae* em Barra de Maricá. Contudo, deve-se levar em conta que fatores como a temperatura e o fotoperíodo, não considerados no presente estudo, podem também ter influência no ciclo reprodutivo desta espécie.

Em cada estação reprodutiva, havia claramente dois grupos de fêmeas: as nascidas naquele ano, que iniciaram sua primeira estação reprodutiva e as fêmeas nascidas no ano anterior, que atravessavam sua segunda estação reprodutiva. O nível de atividade gonadal claramente diferiu entre os dois grupos, principalmente no início da estação reprodutiva. Nos meses iniciais da estação reprodutiva (setembro - outubro), apenas 50 % das fêmeas adultas estavam reprodutivamente ativas, e as fêmeas não reprodutivas corresponderam aquelas entrando na sua primeira estação reprodutiva. Além disso, a quantidade de gordura estocada nos corpos gordurosos foi menor nas fêmeas na sua primeira estação que nas fêmeas entrando na sua segunda estação reprodutiva. As primeiras até então investiram grande parte da energia obtida no crescimento e por conseguinte acumularam menor quantidade de gordura nos corpos gordurosos. Isto provavelmente impede a produção de sua primeira ninhada simultânea com a primeira ninhada de fêmeas na segunda estação

reprodutiva, levando a produzirem sua primeira ninhada mais tarde na estação. Ballinger & Schrank (1972) mostraram que fêmeas do teídeo Cnemidophorus gularis no Texas, que amadurecem no primeiro ano, só o fazem tardiamente na estação reprodutiva. Desde que foi estimado por marcação-recaptura, a produção de pelo menos três ninhadas ao longo da estação reprodutiva por fêmeas de segundo ano de L. lutzae, provavelmente aquelas de primeiro ano só produzem duas ninhadas ao longo da mesma estação. Além disso, o tamanho médio da ninhada de fêmeas na primeira estação reprodutiva ($x = 2,06$) foi significativamente menor que o tamanho da ninhada de fêmeas na sua segunda estação reprodutiva ($x = 2,48$). Consequentemente, o potencial reprodutivo de fêmeas no primeiro ano pode ser estimado como sendo entre 4 e 5 ovos, inferior ao potencial das fêmeas de segundo ano, cujo potencial reprodutivo estimado é de 6 a 8 ovos. Isto sugere que a energia requerida para o crescimento corporal das fêmeas de L. lutzae ao longo dos primeiros meses de vida, deixa menos energia disponível a ser alocada na produção de ovos, conduzindo a um menor potencial reprodutivo relativo às fêmeas do segundo ano. Pianka & Parker (1975) sugerem que fêmeas de lagartos reproduzindo pela primeira vez produzem menos, porque a energia é alocada para o crescimento, sendo portanto menos disponível para a reprodução.

As ninhadas produzidas no início da estação reprodutiva (outubro - dezembro) foram significativamente maiores que as produzidas nos meses subsequentes da estação reprodutiva. Este maior tamanho inicial de ninhada é conhecido para algumas

espécies de lagartos iguanídeos (Hahn & Tinkle, 1965; Fitch, 1980) e provavelmente representa o resultado da utilização da quase totalidade da energia estocada, na produção da primeira ninhada (veja a próxima seção).

O tamanho da ninhada aumentou significativamente com o tamanho das fêmeas, mas a variação no tamanho das fêmeas explicou apenas pequena parte da variação no tamanho da ninhada, provavelmente outro fator, possivelmente geneticamente fixado, é mais importante na determinação do tamanho da ninhada. Provavelmente, o que torna esta relação pouco clara em Liolaemus lutzae é o tamanho da ninhada com pouca variação e relativamente fixo em dois ovos. Apenas uma vez ocorreu ninhada de um ovo (1,3 %), enquanto ninhadas de quatro ovos ocorreram apenas quatro vezes. Ninhada de três ovos ocorreram em 27 % dos casos, e da mesma que forma que as de quatro ovos estavam em geral associadas às maiores fêmeas. Em estudo incluindo 114 espécies de lagartos não anolídeos, Fitch (1970) encontrou apenas quatro espécies com tamanho de ninhada de dois ovos, apesar de nesses casos o tamanho das amostras terem sido pequenas (Vitt, 1981). Embora ninhadas de dois ovos sejam aparentemente raras em lagartos (excluindo geconídeos), Liolaemus lutzae possui tamanho de ninhada relativamente fixo em dois ovos. Lagartos com pequeno tamanho de ninhada em geral correspondem a ambientes estáveis, ao passo que lagartos com tamanho de ninhada relativamente maior, em geral são associados a ambientes mais secos e abertos (Rand, 1982). L. lutzae vive em um ambiente tropical sazonal, com baixa disponibilidade de água (restinga) e tipicamente aberto.

Provavelmente, entre aumentar o tamanho da ninhada acentuadamente ou aumentar a frequência de ninhadas, a seleção, voltada a compensar a baixa expectativa de vida de L. lutzae e os riscos associados a viver em uma área aberta, favoreceu a produção de várias pequenas ninhadas, dispersas ao longo da estação reprodutiva. Além disso, L. lutzae é uma espécie cavadora, com hábitos semi-fossoriais e que se enterra rapidamente na areia como uma de suas estratégias de fuga. Provavelmente um grande número de ovos poderia comprometer em um ambiente de dunas, tanto a locomoção das fêmeas pelo peso a ser transportado, como a velocidade de se enterrar durante a gravidez, aumentando os riscos. Neste caso, a produção de duas ou mais ninhadas por estação compensaria o menor número de ovos por ninhada. Vitt (1981) mostrou que o lagarto Lapinurus semitaeniatus no nordeste brasileiro possui adaptações morfológicas e comportamentais para utilizar as frestas de rochas como abrigo protegido de predadores e, sugeriu que tais adaptações teriam limitado sua massa relativa de ninhada. Ele sugeriu ainda que como forma de compensar o reduzido tamanho de ninhada (em geral dois) L. semitaeniatus produziria aproximadamente 4 ninhadas por ano. Por outro lado, o menor tamanho reprodutivo das fêmeas de Liolaemus lutzae não diferiu muito do maior, e proporcionalmente, como o ovo é grande, não seria de se esperar o tamanho explicando o aumento no número de ovos.

As fêmeas em geral iniciaram a vitelogênese em setembro, quando provavelmente ocorre a cópula. Os dados sugerem que os folículos ovarianos iniciam vitelogênese com aproximadamente 2,7

mm de diâmetro e ovulam com aproximadamente 8,0-9,0 mm de diâmetro. Desde que as primeiras fêmeas ovígeras foram encontradas no final de outubro e início de novembro, é provável que a oviposição se inicie em meados de novembro. Como em ambas estações reprodutivas o recrutamento iniciou na segunda quinzena de dezembro, o tempo de incubação nessa espécie pode ser de 30 a 40 dias. A maior frequência de fêmeas ovígeras em novembro, janeiro e março, sugere que nesses meses ocorrem as maiores taxas de oviposição e reforça a idéia de que fêmeas de segundo ano podem dar origem a pelo menos três ninhadas na estação. Contudo, características como tamanho da ninhada e potencial reprodutivo podem variar de ano a ano em decorrência de variação na precipitação e disponibilidade de alimento (Hoddenbach e Turner, 1968; ; Dunham, 1980; Seigel et al., 1985).

Nos machos, os espermatozóides não estavam presentes nos túbulos seminíferos e luz dos epidídimos apenas entre março e junho, período em que os testículos em geral estavam diminuídos. Isto sugere que haja um período refratário entre março e junho, em que não ocorre espermatogênese. Provavelmente, a recrudescência gonadal mais precoce nos machos que nas fêmeas se deve ao fato de que os machos necessitam demarcar áreas e defendê-las, com a finalidade de encampar ou atrair um maior número de fêmeas. A considerável presença de marcas de abocanhamento provavelmente resultantes de interações agonísticas e o fato de machos adultos não utilizarem abrigo conjuntamente reforçam esta idéia.

A baixa e insignificante relação entre o tamanho dos testículos e a quantidade de chuvas na região sugere que outro fator, não identificado neste estudo, seja mais importante na regulação do ciclo gonadal nos machos. Entre numerosas espécies de lagartos do gênero Anolis, os períodos de atividade reprodutiva dos machos e o das fêmeas estão correlacionados com diferentes fatores climáticos (Licht e Gorman, 1970). Enquanto entre as fêmeas, esses autores encontraram uma forte relação entre o nível de atividade gonadal e a precipitação, essa relação foi fraca entre os machos, que parecem ser regulados primariamente pelo fotoperíodo, temperatura ou uma interação entre ambos. Sugiro estudo futuro para testar a hipótese de que estas variáveis sejam de importância na regulação da atividade gonadal de machos de Liolaemus luizae.

IV.2) CICLO DE CORPOS GORDUROSOS

Em muitas espécies de lagartos, as mudanças nas quantidades de gordura nos corpos gordurosos refletem as mudanças no conteúdo total de lipídeos do corpo (Dessauer, 1955; Derickson, 1974; Droge et al., 1982). Isto sugere que os corpos gordurosos representem o principal sítio de reserva de gordura nestes animais e que representem um importante indicador da quantidade de lipídeos no corpo (Cale & Gibbons, 1972).

Os ciclos anuais de gordura são conhecidos em diversos vertebrados (Hahn & Tinkle, 1965; Lewis & Rose, 1969) e podem estar relacionados com hibernação, sazonalidade na

precipitação e manutenção somática (Jameson & Allison, 1976). Em diferentes vertebrados ectotérmicos têm sido mostrada a importância dos corpos gordurosos na atividade gonadal, com estes variando inversamente com o desenvolvimento folicular das fêmeas (Barwick, 1959; Hahn & Tinkle, 1965; Smith, 1968; Lewis & Rose, 1969; Pianka, 1970b; Telford, 1970; Fitzpatrick, 1973;1976; Gaffney & Fitzpatrick, 1973; Derickson, 1976). Os corpos gordurosos abdominais ocorrem em quase todos os Squamata, com exceção de algumas espécies de geconídeos (Church, 1962; Hoddenbach & Lannon, 1967), em alguns scincídeos (Robertson, 1981; Greer, 1986) e no iguanídeo Anolis trinitatus (Licht & Gorman, 1970). Derickson (1976) sugere que a ausência dos corpos gordurosos nos geconídeos e no anolis está relacionada com a ausência de sazonalidade do ambiente desses lagartos e com sua atividade contínua durante todo o ano. Jameson & Allison (1976) estudaram a variação do conteúdo de gordura em diferentes parte do corpo onde pode ocorrer reservas de lipídeos (corpos gordurosos, fígado e corpo sem vísceras) do lagarto iguanídeo Sceloporus occidentalis. Estes autores concluíram que a grande diminuição dos estoques de gordura nestas partes, durante a estação reprodutiva, sugere que a principal função desses estoques esteja relacionada com reprodução na grande maioria das espécies de regiões temperadas e, possivelmente, em muitas espécies tropicais.

Fêmeas de Liolaemus lutzae evidenciaram uma variação marcante no conteúdo de gordura nos corpos gordurosos em ambos os anos estudados. Nas fêmeas, a clara relação inversa

entre o acúmulo de gordura nos corpos gordurosos e a atividade reprodutiva sugere que as fêmeas acumulam gordura nos corpos gordurosos durante seu período refratário (abril - agosto), para posteriormente utilizar este estoque energético na produção de ovos. Em setembro, ao iniciar a estação reprodutiva, os corpos gordurosos das fêmeas de *L. lutzae* sofreram uma acentuada diminuição no conteúdo de gordura e já em outubro - novembro atingiram a quantidade mínima de gordura observada. Nesse mesmo período, foi verificada a produção da primeira ninhada para a maioria das fêmeas. Isto sugere que a quase totalidade da gordura estocada pelas fêmeas, durante o período refratário, seja utilizada na produção da primeira ninhada. A estabilização da quantidade de gordura nos corpos gordurosos, de novembro a março, sugere que a gordura acumulada no período refratário não tenha participação na produção das ninhadas subsequentes. Hahn e Tinkle (1965) demonstraram experimentalmente a importância da gordura estocada nos corpos gordurosos, para a produção da primeira ninhada do lagarto iguanídeo *Uta stansburiana*. Eles mostraram que as fêmeas dessa espécie, cujos corpos gordurosos foram cirurgicamente removidos, eram incapazes de produzir folículos em vitelogênese. Nas fêmeas em que a vitelogênese já tivesse iniciado, ocorria uma elevada taxa de folículos atrésicos comparado com as fêmeas controle de campo ou as submetidas a cirurgia simulada. Esses autores mostraram, ainda, que a gordura dos corpos gordurosos não foi utilizada na produção da segunda e terceira ninhada. Em *Liolaemus lutzae*, a energia necessária à produção de ninhadas subsequentes à primeira, provavelmente

provém da alimentação.

A possibilidade alternativa, de que os corpos gordurosos poderiam variar em função do regime de chuvas, a fim de garantir suprimento energético em períodos com baixa disponibilidade de recursos alimentares, não encontra apoio nos meus dados. A gordura é acumulada justamente quando é menor a precipitação na região e menor a produtividade vegetal (Furtado, 1988) e animal (Vallejo & Vallejo, 1981), e não sofre diminuição até que se iniciem tanto as chuvas quanto a estação reprodutiva. Além disso, no período de dezembro a março, quando são máximas a pluviosidade e a produtividade na área, não ocorre acúmulo de gordura.

Similarmente às fêmeas, o conteúdo de gordura nos corpos gordurosos de machos de *Liolaemus lutzae* variou ao longo do ano, embora com o período de acúmulo de gordura reduzido a apenas dois meses (abril - maio). Durante o restante dos meses, a quantidade de gordura variou muito pouco. Logo após haver a deposição de gordura, esta decresceu acentuadamente em junho - julho. Em machos de algumas espécies de lagartos, os corpos gordurosos não possuem um padrão de variação regular (Parker, 1973), embora em outras espécies estes ciclos ocorram (Mayhew, 1966; Stamps, 1977a). Nos primeiros doze meses de vida após o nascimento, machos de *L. lutzae* passam por um crescimento bastante acentuado e pouca gordura foi encontrada em animais em crescimento. Contudo, após aproximadamente doze meses a partir do nascimento (que corresponde à época do término de sua primeira estação reprodutiva) os machos tiveram uma

considerável diminuição na taxa de crescimento corporal. Em animais maduros em crescimento, como *L. lutzae*, a energia obtida na alimentação deve ser dividida entre a manutenção somática, crescimento e reprodução. Desde que em março os machos iniciam seu período refratário e o crescimento corporal diminuiu acentuadamente, a energia agora excedente é rapidamente acumulada nos corpos gordurosos.

A recrudescência gonadal nos machos ocorreu em julho, quando os testículos voltam a aumentar de volume e a produzir espermatozóides. Nesse mesmo período, os machos, cujas observações no campo sugeriram serem territoriais e a tenderem a excluir outros machos de suas áreas (veja seção dimorfismo sexual), possivelmente começam a demarcar áreas a fim de atrair fêmeas. A diminuição acentuada no conteúdo de gordura dos corpos gordurosos a partir de junho - julho, provavelmente se deve ao fato de que o estoque de energia é agora alocado para a produção de espermatozóides e gastos com a demarcação de território.

IV.3) CRESCIMENTO

Os machos e as fêmeas de *Liolaemus lutzae* nascem com aproximadamente 29,0 mm de comprimento rostro-anal e que até os dois meses de idade não difiram em tamanho. A partir de aproximadamente 38,0 mm de CRA, começam a divergir em tamanho até atingirem a maturidade sexual. A uniformidade em tamanho neste período inicial, pode ser em parte resultado de que as diferenças no crescimento, entre os sexos (que provavelmente são de base

genética), não tiveram tempo suficiente para acumular diferença expressiva em tamanho e, em parte, pela provável similaridade das taxas de nutrição inicial, nos jovens dos dois sexos. Grande parte da nutrição dos jovens recém eclodidos provém do vitelo do ovo não utilizado durante o período embrionário, que é reabsorvido para a cavidade corporal, servindo como fonte de energia para manutenção e crescimento nos primeiros momentos após o nascimento (Troyer, 1987). Essa autora mostrou a importância do vitelo reabsorvido, para o crescimento inicial de jovens de Iguana iguana. Assim, com recursos garantidos a uma taxa similar nessa fase inicial e com menor discrepância entre os sexos nas taxas de crescimento nesse período, o resultado cumulativo das diferenças provavelmente só começaria a se expressar após 60 dias. Contudo, esta hipótese necessita uma verificação, uma vez que não se conhecem diferenças na dieta de machos e fêmeas de Liolaemus lutzae, logo após o nascimento.

A taxa média de crescimento corporal entre juvenis foi marcadamente superior nos machos (0,145 mm /dia) do que nas fêmeas (0,121 mm /dia), causando tamanhos maiores nos machos que nas fêmeas com a mesma idade. Adicionalmente, quando as fêmeas maturaram sexualmente, sofreram acentuada redução no crescimento, enquanto machos de tamanho equivalente continuaram a crescer com taxas consideravelmente maiores que as das fêmeas.

O crescimento em répteis pode ser afetado por fatores intrínsecos ou extrínsecos (Andrews, 1982). Entre os fatores intrínsecos, o sexo, em muitas espécies de répteis, é uma

característica que influi fortemente na taxa de crescimento, conduzindo nesses casos a um dimorfismo sexual em tamanho (Andrews, 1982). De acordo com este autor, quando o tamanho de adultos difere entre os sexos, dois padrões podem ocorrer entre os juvenis : o primeiro seria os juvenis dos dois sexos crescerem a taxas similares, até que indivíduos do menor sexo atinjam tamanho próximo ao assintótico. Nesse ponto, as taxas passam a divergir e os indivíduos do sexo maior continuam a aumentar em tamanho. Esse padrão é conhecido para algumas cobras (Fitch, 1960; 1975) e certas tartarugas de água doce (Dobie, 1971; Vogt, 1980). O segundo padrão seria os juvenis crescerem a diferentes taxas desde cedo, logo após o nascimento (Andrews, 1982). Alguns estudos (Webb et al., 1978; Schoener & Schoener, 1978; Dunham, 1978; Stickel et al., 1980) têm sugerido que quando os machos possuem tamanhos corporais superiores ao das fêmeas quando adultos, isto teria resultado do fato dos machos juvenis crescerem a taxas superiores à das fêmeas. No presente estudo, os dados sugerem que os dois padrões ocorram conjuntamente em *L. lutzae*. Os machos dessa espécie cresceram a taxas consideravelmente superiores às fêmeas e estas, quando maturaram, sofreram acentuada redução no crescimento, enquanto que os machos continuaram a aumentar em tamanho a taxas expressivamente maiores.

Provavelmente, dois componentes, um genético e um fisiológico, interagem produzindo este padrão em *L. lutzae*. Primeiro, maior tamanho dos machos de lagartos é vantajoso nas interações agonísticas intrasexuais (Vitt, 1983; Carothers, 1984)

(veja seção dimorfismo sexual). Assim, como deve haver uma vantagem dos machos de *L. lutzae* crescerem rapidamente, atingindo já na primeira estação reprodutiva tamanhos para terem sucesso nas atividades reprodutivas relativo a outros machos, a seleção, resultante das interações agonísticas entre machos de *L. lutzae* provavelmente favoreceu um aumento na taxa de crescimento dos machos que se expressa desde cedo. Em segundo, o investimento energético comparativamente maior das fêmeas, na produção de filhotes, provavelmente causa uma redução na energia a ser alocada ao crescimento. Essa diferença se expressou claramente quando as fêmeas entraram na maturidade. Já os machos, cujo investimento energético na reprodução é muito menor (Andrews, 1982), podem continuar crescendo a taxas superiores às fêmeas. Machos e fêmeas de *L. lutzae* parecem demorar o mesmo tempo para atingir a maturidade sexual (entre 7 e 8 meses), independente das diferenças em tamanho corporal. Isto ocorre em espécies em que os tamanhos dos sexos na maturidade difiram, mas as taxas de crescimento de juvenis do sexo maior sejam superiores à do sexo menor (Andrews, 1982).

A taxa de crescimento corporal em ambos os sexos, de *L. lutzae*, decresceu linearmente com o tamanho e peso corporal. Adicionalmente, a relação entre o tamanho corporal e a respectiva taxa de crescimento foi negativa e altamente significativa em ambos os sexos. Isto sugere que o crescimento nessa espécie siga o modelo de Bertalanffy (1957), que se baseia na premissa de que o crescimento representa a diferença entre processos de síntese (anabolismo) e de degradação (catabolismo) e que os processos

sintéticos são diretamente proporcionais à taxa metabólica. Desde que a taxa de crescimento em lagartos é uma função do tamanho corporal (Andrews, 1982; Halliday & Verrel, 1988) e que esta relação é bastante forte em L. lutzae, o modelo de Webb e colaboradores (1978), pode ser apropriadamente usado para prever a idade relativa a cada tamanho corporal nesta espécie. Entre os répteis, embora o tamanho corporal e idade sejam correlacionados, Halliday e Verrel (1988) sugerem cautela com a estimativa da idade a partir do tamanho, pois encontraram grande variação em tamanho dentro de uma dada idade. Entre os juvenis como um todo (logo, com diferentes idades),houve grande variação na taxa de crescimento corporal, tanto entre os machos, quanto entre as fêmeas. A existência de uma variação individual, com base genética, na taxa de crescimento é conhecida entre populações de lagartos na natureza (Andrews, 1982; Halliday & Verrel, 1988). Contudo, neste caso, como estão envolvidos Liolaemus lutzae de diferentes idades e tamanhos, provavelmente a maior parte dessa variação se deve às diferenças nestas variáveis. Embora no presente estudo não tenha sido medida a taxa de variação na idade dentro de um mesmo tamanho, os dados obtidos no campo, baseados em jovens marcados e acompanhados desde tamanhos bem próximos ao nascimento, sugerem que as curvas relacionando tamanho e idade obtidas a partir do modelo de Webb et al. (1978), são condizentes com o tamanho e idade observados na natureza.

A taxa média de crescimento corporal de machos e fêmeas no segundo ano de vida foi similar e reduzida, indicando que o

a maior parte do crescimento nessa espécie ocorre no primeiro ano de vida, com reduzido aumento corporal ao longo do segundo ano. Isto provavelmente resulta da vantagem de crescer rápido, atingindo tamanho adulto logo na primeira estação reprodutiva subsequente a do nascimento, levando a atingirem tamanhos próximos ao assintótico com 12 meses de idade. Dessa forma, no segundo ano, como já estão próximos ao tamanho máximo, a energia investida no crescimento sofre uma redução e grande parte dela pode ser alocada para a reprodução. A taxa a qual um indivíduo cresce está intimamente relacionada com a sua aptidão e como resultado, ele deve crescer o mais rápido possível (Andrews, 1982). Indivíduos de algumas espécies de répteis, de curta duração de vida e de reprodução sazonal, podem não ser capazes de se reproduzir se não atingirem o tamanho mínimo de maturação na estação subsequente ao nascimento (Andrews, 1982). Assim, os indivíduos de *L. lutzae* que não atingirem a maturidade (ou tamanho em que em geral maturam), logo na primeira estação reprodutiva após o nascimento, podem não se reproduzir e, conseqüentemente, terão sua aptidão reduzida. Além disso, desde que a reprodução nesta espécie é sazonal e o recrutamento ocorre durante 5 meses, é de se supor que jovens nascidos no início da estação reprodutiva atinjam a estação reprodutiva subsequente com tamanho superior aos jovens nascidos no final da estação em que nasceram. Os dados obtidos neste estudo são consistentes com esta suposição e a distribuição de idades da população de *L. lutzae* mostra que no início da estação reprodutiva o tamanho corporal difere entre aqueles lagartos nascidos na estação anterior.

Em uma espécie com curta duração de vida e de reprodução sazonal, o tempo disponível para se reproduzir é limitante e deve ser aproveitado da melhor forma possível. As diferenças em época de nascimento (início ou final da estação), provavelmente irão determinar a época em que os jovens maturarão sexualmente na estação subsequente. Além disso, as fêmeas de *L. lutzag* tiveram uma leve tendência em aumentar a fecundidade com aumento do tamanho corporal. Isto, associado ao fato de que tamanhos maiores de machos possibilitam a produção de quantidades maiores de espermatozóides (Halliday & Verrel, 1988), além de maior sucesso em interações agonísticas intrassexuais (Vitt, 1983; Carothers, 1984), sugere que o tamanho atingido por um macho ou uma fêmea de *L. lutzag* na estação reprodutiva subsequente à do nascimento é provavelmente forte determinador de sua aptidão. Quando os últimos jovens nascem em maio-junho, com aproximadamente 29,0 mm. de CRA, os nascidos no início da mesma estação (janeiro - fevereiro) já estão com aproximadamente 45,0 mm de CRA. Além disso, os nascidos tardiamente enfrentarão logo na fase inicial do desenvolvimento o período do ano em que a oferta de artrópodos na área é menor (Vallejo & Vallejo, 1981) e, por conseguinte terão a seu dispor menor quantidade de proteína animal, fundamental para o crescimento nesta fase inicial (Mayhew, 1963; Parker, 1972; Johnson & Lillywhite, 1979). Alimento e água são dois fatores extrínsecos intimamente associados, que influenciam a taxa de crescimento de lagartos. Alguns estudos têm demonstrado que a taxa de crescimento corporal

em algumas espécies de lagartos é reduzida em períodos de baixa disponibilidade de alimento (Medica et al., 1975; Dunham, 1978; Ballinger & Congdon, 1980), ou umidade (Stamps, 1977a). Embora no presente estudo não tenham sido comparadas as taxas de crescimento de jovens na época de chuvas e na de seca, provavelmente a taxa média dos nascidos no início da estação é superior aos de tamanho equivalente nascidos tardiamente. Como resultado, o momento de nascimento (início ou término da estação), associado à taxa individual de crescimento, interação, influenciando decisivamente na maior ou menor aptidão relativa de *L. lutzae*.

Por outro lado, o tamanho no nascimento de *L. lutzae* deve representar um compromisso com a disponibilidade de recursos no ambiente. Itô (1978) ao discutir o tamanho dos jovens de animais, sugeriu o conceito de oligotrofismo relativo. Segundo este autor, o fator mais importante influenciando o tamanho no nascimento não seria a quantidade total de energia orgânica presente em um ambiente, mas a sua disponibilidade para os jovens. Possivelmente, o tamanho relativamente grande dos jovens de *L. lutzae* ao nascimento, resulta, da necessidade de terem de poucos meses após o nascimento enfrentarem um período com menor disponibilidade de recursos alimentares (estação seca).

IV.4) ESFORÇO REPRODUTIVO

O esforço reprodutivo é um tópico central da ecologia evolutiva, cujas idéias iniciais foram discutidas por Fisher

(1930). Posteriormente, Williams (1966) formalizou a idéia, definindo o esforço reprodutivo como a proporção de energia do orçamento total energético de um organismo, alocada para atividades relacionadas à reprodução. Essa porção inclui o investimento de energia associado ao acasalamento, custos adicionais ao carregar ovos, produção da casca e dos ovos, oviposição (Williams, 1966), além de defesa de território e em alguns casos cuidado parental (Tinkle & Hadley, 1973). Contudo, a mensuração do esforço referente a atividades como acasalamento e oviposição é muito difícil de se medir (Andrews & Rand, 1974) e consequentemente não existem dados sobre o orçamento completo de energia para qualquer espécie de lagarto. Além disso, a porção do esforço referente ao acasalamento e oviposição é provavelmente pequena quando comparada ao investimento energético na produção de ovos. Como resultado, a maior parte dos estudos sobre esforço reprodutivo tem usado razões entre elementos reprodutivos e os somáticos das fêmeas como uma medida aproximada do esforço (Clarck, 1970; Parker & Pianka, 1973). Embora estas razões tenham sido amplamente utilizadas nos estudos sobre esforço reprodutivo nos últimos anos, elas têm recebido críticas não apenas por representarem apenas uma parte (embora grande) do esforço reprodutivo total (Tinkle & Hadley, 1975; Hirshfield & Tinkle, 1975) e portanto afastando-se do sentido proposto por Fisher (1930), mas também porque estas medidas estão sujeitas à elevada variação intra e interindivíduos (Tinkle & Hadley, 1975; Cuellar, 1984). Tinkle & Hadley (1975) sugerem que a razão calórica envolvida nos ovos e no corpo das

fêmeas representaria uma medida com menor variação e mais apropriada para comparações, mas reconhecem que ela ainda não estima a proporção do orçamento total de energia que é alocada para a reprodução. Nos últimos anos, vários estudos (e.g. Ballinger & Clarck, 1973; Tinkle & Hadley, 1973; Hirshfield & Tinkle, 1975; Vitt & Ohmart, 1975; Vitt, 1978) têm utilizado razões calóricas para expressarem uma medida aproximada do esforço reprodutivo.

De acordo com Williams (1966), espécies com curta duração de vida, que em geral possuem uma única ou poucas oportunidades para se reproduzir, deveriam investir elevado esforço em cada oportunidade. Os dados sugerem que Liolaemus lutzae é uma espécie com curta duração de vida e cuja vida reprodutiva se resume a duas estações reprodutivas. Além disso, os ovos são grandes em relação ao tamanho das fêmeas. As razões entre elementos reprodutivos e corporais das fêmeas de L. lutzae foram altas, sugerindo que esta espécie investe grande quantidade de energia na produção de ovos, ao longo de cada estação reprodutiva. A razão média entre o peso úmido das ninhadas e o peso das fêmeas foi de 0,202, o que representa uma massa de ninhada elevada e característica de espécies de pequeno tamanho e curta duração de vida (Seigel et al., 1986). Contudo, esta razão aumenta ainda mais quando se considera que duas ou três ninhadas podem ser postas por fêmeas de primeiro ou segundo ano de vida, respectivamente. A razão estimada entre a quantidade de calorias por ovo e no corpo (9,38 %) foi elevada e em geral superior a de muitos iguanídeos de tamanho aproximado

ao de L. lutzae (para comparações veja Vitt, 1978). A regressão entre a razão calórica estimada entre as ninhadas e corpo contra o tamanho corporal da fêmea, embora fraca, foi positiva e significativa, indicando haver uma tendência às fêmeas aumentarem o esforço reprodutivo ao aumentarem a idade. Similarmente, tanto o potencial reprodutivo quanto o tamanho da ninhada tendem a aumentar com o tamanho das fêmeas. Como o valor reprodutivo residual decai ao aumentar a idade (Pianka, 1976), somado à pequena expectativa de vida, a seleção provavelmente favoreceu a tendência das fêmeas de L. lutzae investirem um maior esforço, ao aumentar a idade, como previsto por Williams (1966).

Características da biologia de lagartos, como a mortalidade diferencial de fêmeas grávidas, táticas de forrageamento e escape a predadores são importantes elementos na seleção para a massa relativa da ninhada (Vitt & Price, 1982). Liolaemus lutzae possui padrão de coloração críptico sobre a areia da praia (Rocha, 1985) e facilidade de autotomia caudal. Associado a este padrão, possui atividade reduzida, deslocando-se pouco e dispendendo grande parte do seu período de atividade escondido sob detritos ou vegetação rasteira, ou enterrado na areia (Rocha, 1988). Quando adultos, grande parte da dieta é constituída de vegetais e de artrópodos do solo, sobre os quais forrageia de espera (Rocha, 1988), características que requerem pouca atividade para a obtenção de recursos alimentares e pouca exposição a predadores. Essas características provavelmente proporcionam elevado grau de proteção contra predadores em uma área aberta como a que ocorrem, influenciando sobre a mortalidade

na espécie, especialmente em fêmeas grávidas. A interação entre essas características provavelmente foi importante na seleção de atributos que permitem às fêmeas de L. lulzæ transportarem uma massa de ninhada relativamente alta.

IV.5) DIMORFISMO SEXUAL

O dimorfismo sexual em coloração, tamanho ou comportamento, é relativamente comum entre os vertebrados (Krebs & Davies, 1981). De forma geral, entre os lagartos, quando o dimorfismo envolve tamanho, os machos são maiores que as fêmeas, embora em alguns casos o tamanho das fêmeas pode se aproximar ou mesmo superar o dos machos (Fitch, 1976). Desde que o sucesso reprodutivo é uma função do tamanho em lagartos (Trivers, 1972; 1976), diferentes pressões seletivas podem atuar sobre uma espécie, conduzindo a esse tipo de dimorfismo sexual . Basicamente, são três as principais forças que podem atuar de forma isolada ou conjuntamente (Carothers, 1984): primeiro, em ambientes em que a disponibilidade de recursos alimentares seja limitada, resultando em competição entre os sexos por alimento, a seleção atuaria promovendo a evolução de dimorfismo sexual em tamanho que diminuiria os efeitos negativos da competição intersexual. Schoener (1967) mostrou que as medidas corporais de machos e fêmeas de Anolis conspersus estão relacionadas com o tamanho das presas e características do microhabitat, sugerindo que o dimorfismo sexual em tamanho na espécie teria evoluído como resultado da competição entre os sexos por estes recursos.

Similarmente, outros estudos têm demonstrado a utilização diferencial de recursos entre sexos como função do tamanho corporal (Rand, 1967; Schoener, 1967; Roughgarden, 1974). Contudo, as diferenças em tamanho entre os sexos poderiam ser primariamente resultado de uma seleção sexual, e a utilização diferencial de tamanhos de presas e microhabitat seria talvez mais um reflexo do dimorfismo sexual que a sua causa (Vitt, 1983). Em segundo, desde que em fêmeas de várias espécies de lagartos o tamanho da ninhada é em geral uma função do tamanho corporal (Tinkle et al., 1970), a seleção favoreceria o aumento do tamanho das fêmeas como forma de elevar a fecundidade. Em numerosas espécies do gênero Sceloporus as fêmeas são maiores que os machos e Fitch (1978) mostrou que nestas espécies havia uma significativa tendência na produção de grandes ninhadas em relação às espécies do gênero em que os machos são maiores. Contudo, o maior investimento energético das fêmeas na produção de ninhadas atuaria de forma contrária, limitando o crescimento das fêmeas em relação aos machos, cuja participação energética é bem menor (Nagy, 1983). Em terceiro, a seleção sexual atuando intra sexos (componente intrasexual da seleção sexual) ou entre os sexos (componente intersexual da seleção sexual), conduziria os machos a tamanhos superiores ao das fêmeas (Pianka, 1986).

Darwin (1874) distinguiu a seleção sexual da seleção natural, considerando a primeira uma forma especial da segunda e sugeriu que o dimorfismo sexual evoluiria como resultado da competição entre indivíduos de um sexo pelo acesso a indivíduos do sexo oposto. Em situações em que um maior tamanho corporal é

favorecido na escolha de machos por fêmeas (componente intersexual), a seleção tende a promover um aumento do tamanho dos machos em relação ao das fêmeas (Vitt & Cooper, 1985). Por outro lado, sempre que um maior tamanho confira vantagem na competição entre machos por fêmeas (componente intrasexual), estes evoluirão a tamanhos superiores ao das fêmeas (Kolata, 1977), por aumentar a capacidade competitiva (Carothers, 1984). Outros fatores poderiam ainda promover diferenças em tamanho entre os sexos. Diferenças na sobrevivência entre os sexos pode resultar em que o sexo com menor sobrevivência não atinja tamanhos do sexo oposto (Vitt, 1983).

Em Liolaemus lutzae, machos e fêmeas são fortemente dimórficos em tamanho corporal e medidas da cabeça, com machos atingindo tamanhos significativamente maiores que as fêmeas. A existência de diferenças sexuais intraespecíficas no consumo de presas relacionadas ao tamanho corporal (Rand, 1967; Schoener, 1967; Selander, 1972; Schoener, 1967) têm sido em geral mostrada para lagartos insetívoros. Já para lagartos herbívoros, as diferenças em tamanho não estão ligadas ao tamanho dos itens alimentares (Carothers, 1984). Este último autor sugere que entre as espécies herbívoras a seleção sexual seria o fator mais importante afetando o dimorfismo sexual. Liolaemus lutzae é um lagarto onívoro que quando adulto alimenta-se primariamente de matéria vegetal (Rocha, 1985). Isto sugere que a competição intersexual por alimento nessa espécie seja uma pressão pouco provável na origem do dimorfismo sexual e que a seleção sexual seja a principal força atuante. As evidências obtidas no campo

confirmam esta hipótese. O número de vezes em que lagartos foram encontrados com marcas de encontros agonísticos (marcas ou ferimentos de abocanhamento) foi consideravelmente maior durante a estação reprodutiva. Estas marcas estavam em geral presentes nos machos. Além disso, em nenhuma das ocasiões em que dois ou mais lagartos foram encontrados juntos, estes foram dois machos adultos. Estas observações sugerem que ocorra comportamento agressivo entre machos de Liolaemus lutzae, que parecem excluir outros machos de seus territórios e que a intolerância entre eles aumente durante a estação reprodutiva.

Em lagartos, as mandíbulas representam os "instrumentos" de combate durante os encontros agonísticos (Carpenter & Ferguson, 1977). Como machos maiores possuem cabeças maiores em relação aos menores, o tamanho maior da cabeça provavelmente é vantajoso e indivíduos de cabeças maiores vencem o encontro (Vitt, 1983; Carothers, 1984). Consequentemente, como cabeça e corpo grande aumentam a capacidade de lutar ou manter amplos territórios, que abranjam várias fêmeas e assim influenciando no sucesso reprodutivo, os encontros agonísticos teriam selecionado tamanhos maiores de machos de L. lutzae. Vitt (1983) sugere que machos de Cnemidophorus occelifer defendam áreas de forrageamento e que aqueles capazes de defender áreas relativamente ricas ganham acesso a um número superior de fêmeas, que os machos em áreas com baixa disponibilidade de recursos.

Machos adultos no segundo ano de vida (70,0 - 80,0 mm de CRA), devido ao seu maior tamanho corporal, provavelmente

levam vantagem em encontros agonísticos com machos também adultos mas na sua primeira estação reprodutiva e menores (61,0 - 70,0 mm de CRA). Além disso, entre os indivíduos deste último grupo, aqueles nascidos cedo na estação reprodutiva atingem tamanhos maiores que aqueles nascidos tardiamente e provavelmente saem vitoriosos em encontros agonísticos com estes últimos. Isto sugere que embora a razão sexual na maturidade tenha sido aproximadamente 1:1, esta razão, levando em conta o número de machos que realmente tenham acesso a fêmeas, pode ser desviado em direção as fêmeas. As interações agonísticas entre machos e o elevado investimento energético das fêmeas na reprodução poucos meses após nascerem (reduzindo a energia para o crescimento) provavelmente atuam conjuntamente produzindo dimorfismo sexual em L. lutzae.

Machos adultos de L. lutzae apresentam pigmentação amarela na face ventral das coxas. Esta pigmentação, semelhante a uma tarja, estava ausente em machos imaturos e nas fêmeas. Em outras espécies da subfamília Tropidurinae, os machos adultos do gênero Tropidurus do grupo torquatus possuem forte pigmentação negra na face ventral da coxa (Rodrigues, 1987). Embora a função desta tarja negra não seja conhecida, o fato de só estar presente em machos adultos faz supor uma função no reconhecimento intra ou intersexual. Os machos de L. lutzae logo após atingirem o tamanho em que maturam (aproximadamente 61 mm de CRA), a tarja amarelo-claro já pode ser percebida. Da mesma forma que nos Tropidurus do grupo torquatus sua função pode ser ligada a reprodução.

Os machos de *Liolaemus lutzae* possuem uma fileira de poros pré-cloacais, ausentes nas fêmeas. Embora a função dos poros anais seja muito pouco conhecida em lagartos (Cole, 1963), os poros são muito característicos nos iguanídeos (Donoso-Barros, 1966), mas em geral ausentes nas espécies da subfamília Tropidurinae (Goin et al., 1974). Os poros anais representam o orifício externo de saída de secreções (cones de cera cf. Pope, 1956) produzidas em glândulas tegumentárias formadas pela epiderme invaginada de aproximadamente meia escama, localizadas no bordo anterior da cloaca (Donoso-Barros, 1966). Estas glândulas em muitas espécies estão presentes nos lados dos membros posteriores, sendo muito ativas durante os períodos de maturação (Donoso-Barros, 1966). Pope (1956) relata a relação entre os poros anais e a reprodução no lagarto geconídeo *Coleonyx variegatus*, sugerindo que os machos ao friccionarem estas glândulas contra a base da cauda das fêmeas, estimulariam-nas a elevar a cauda, podendo então penetrar seu hemipênis na cloaca da fêmea. De forma análoga, é provável que em *L. lutzae* as secreções liberadas pelos poros anais induzam as fêmeas a cópula. A marcante relação obtida entre o tamanho dos poros anais e o volume dos testículos nos machos reforça essa idéia. Por outro lado, é possível que estes poros secretem feromônios que auxiliem a marcação de territórios, ou que facilitem o reconhecimento das fêmeas do harém, ambas hipóteses necessitando verificação.

IV.6) ESTRATÉGIA REPRODUTIVA

O conjunto das várias adaptações na história de vida de Liolaemus lutzae obtidas neste estudo, permitem incluir esta espécie na categoria "maturadores precoces com múltiplas ninhadas" ("early maturing, multiple brooded") de Tinkle et al. (1970). Alternativamente, esta espécie se situa em um ponto do contínuo r - K de Pianka (1970), cuja posição é resultante das diferentes adaptações na sua história de vida. É uma espécie ovípara, que produz múltiplas ninhadas ao longo da estação reprodutiva, os indivíduos crescem rapidamente, maturando com aproximadamente 8 meses de idade, reproduzem-se na primeira estação reprodutiva após o nascimento e possuem esforço reprodutivo relativamente elevado por estação. O fato de que no campo os animais raramente foram encontrados após sua segunda estação reprodutiva, indica que a expectativa de mortalidade seguida a esta segunda reprodução é elevada. Aproximadamente apenas 3,8% dos animais marcados no primeiro ano do estudo puderam ser encontrados na segunda estação reprodutiva (C.F.D.Rocha, dados não publicados). Isto sugere uma mortalidade relativamente elevada, e em geral associada a organismos situados no lado " r " do contínuo proposto por Pianka (1970). Animais r -estrategistas (Pianka, 1970) ou maturadores precoces (Tinkle et al., 1970) são caracteristicamente de curta duração de vida. Além disso, os pequenos tamanho e peso corporal, na maturidade, representam valores reduzidos quando comparados com outros lagartos (Tinkle et al., 1970; Goin et al., 1974; Andrews, 1982), sendo característicos de r -estrategistas (Pianka, 1970). Por

outro lado, o número de ovos produzidos por L. lutzae por estação reprodutiva e ao longo da vida é aparentemente pequeno se comparado com outras espécies pequenas e de curta duração de vida. Esta adaptação é característica de espécies "K"-selecionadas e coloca L. lutzae em um ponto do contínuo r-K dentro de "r" mas a meio caminho de "K". Contudo, uma vez que o número de ninhadas por estação sugerido no presente estudo se baseia em estimativa, é possível que o número de ovos realmente produzidos por fêmea, por estação, ultrapasse esta estimativa. Outra adaptação na estratégia reprodutiva de L. lutzae é o acúmulo de gordura em períodos do ano não favoráveis à reprodução, investindo esta energia na produção de ovos ou esperma na estação favorável. Espécies r - estrategistas são em geral características de ambientes instáveis, que apresentam flutuação em alguns fatores, portanto imprevisíveis (Pianka, 1970).

Para subsistir e se reproduzir perpetuando a população em uma área com ampla variação nas condições climáticas, além do rigor das elevadas temperaturas no microhabitat (Rocha, 1988), elevada salinidade e baixa umidade, características de ambientes de restinga, Liolaemus lutzae deve fazer um balanço apropriado entre ganho, acúmulo de energia, crescimento e produção de filhotes. O conjunto de adaptações envolvidas na estratégia reprodutiva de L. lutzae provavelmente representa o resultado da seleção para esta espécie produzir progênie da melhor forma, frente às condições particulares da área de praia da restinga de Barra de Maricá.

V) CONCLUSões

Os dados obtidos neste estudo permitem concluir que :

- 1) Liolaemus lutzæ possui um padrão de reprodução sazonal na restinga de Barra de Maricá, com estação reprodutiva bem marcada entre setembro e março.
- 2) Ambos os sexos possuem período refratário ; nas fêmeas este período vai de março a agosto e nos machos de março a junho.
- 3) Os dados sugerem ser a atividade reprodutiva e o recrutamento relacionados com o regime sazonal de chuvas na região. Provavelmente o ajuste da estação reprodutiva à estação de chuvas representa o resultado da seleção para minimizar a mortalidade nos ovos por efeito da dessecação e para ajustar a eclosão e fase inicial do crescimento, com a época em que o alimento é mais abundante na área.
- 4) As fêmeas de L. lutzæ acumulam gordura nos períodos desfavoráveis e investem a gordura acumulada na produção da primeira ninhada ao iniciar a estação reprodutiva.
- 5) Liolaemus lutzæ é uma espécie "maturadora-precoce no no sentido de Tinkle et al. (1970). Ambos os sexos atingem a maturidade e se reproduzem na primeira estação reprodutiva após terem nascido.

- 6) A idade na maturidade é, para ambos os sexos, de 7 a 8 meses.
- 7) O recrutamento dos jovens em geral inicia-se na segunda quinzena de dezembro e termina em maio-junho do ano seguinte.
- 8) O tamanho mínimo na maturidade foi de 51,5 mm de CRA para as fêmeas e de 61,1 mm de CRA para os machos. O maior tamanho atingido por fêmeas é de aproximadamente 67,0 mm de CRA para as fêmeas e de 80,0 mm de CRA para os machos.
- 9) A taxa de crescimento corporal diminuiu ao aumentar o tamanho e idade do lagarto, tanto nos machos quanto nas fêmeas. Machos e fêmeas juvenis diferem na taxa de crescimento corporal. A taxa média para os machos juvenis (0,145 mm/dia), foi superior à das fêmeas (0,121 mm/dia).
- 10) As fêmeas sofrem uma acentuada diminuição na taxa de crescimento quando atingem aproximadamente 52,0 mm de CRA e maturam sexualmente, enquanto os machos de tamanho equivalente continuam crescendo a uma taxa significativamente maior.
- 11) O tamanho da ninhada de *L. lutzae* é em geral de 2 ovos, com ninhadas de 3 ovos ocorrendo menos frequentemente. Ninhadas de 1 ou de 4 ovos são raras.
- 12) Há uma fraca tendência à fecundidade das fêmeas aumentar com o tamanho corporal e provavelmente um tamanho de ninhada de 2 ovos é geneticamente fixado. Isto provavelmente

resulta da seleção favorecendo várias ninhadas de pequeno tamanho dispersas ao longo da estação reprodutiva, em um animal de hábitos escavadores como Liolaemus lutzæ.

13) Ao longo da estação reprodutiva, provavelmente pelo menos três ninhadas são possíveis para as fêmeas reproduzindo na sua segunda estação reprodutiva após o nascimento e duas ninhadas para as fêmeas reproduzindo na sua primeira estação reprodutiva. O potencial reprodutivo é de 4 a 5 ovos para fêmeas reproduzindo no primeiro ano e de 6 a 8 ovos para as fêmeas reproduzindo no segundo ano.

14) A razão sexual entre jovens não diferiu da razão 1 : 1 e entre adultos, embora levemente voltada para as fêmeas, também não diferiu da razão 1 : 1. Machos de segundo ano, por serem maiores provavelmente levam vantagem nas interações agonísticas com machos de primeiro ano, consequentemente podendo ter acesso a um maior número de fêmeas.

15) Machos e fêmeas de L. lutzæ são fortemente dimórficos em tamanho corporal e medidas da cabeça. Provavelmente este dimorfismo representa o resultado da seleção favorecendo grandes tamanhos de machos, vantajosos na competição entre machos por fêmeas.

LITERATURA CITADA

- Andrews, R.M., 1982. Patterns of growth in reptiles. Em: Gans, C. & Pough, F.H. (eds.), *Biology of the reptilia*, 130, pp. 273-320. Academic Press, N.Y.
- Andrews, R.M. & Rand, A.S., 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55: 1317-1327.
- Ballinger, R.E., 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R.E. & Ballinger, R.A., 1979. Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi* (Sauria : Iguanidae). *Southwestern Nat.* 24: 347-363.
- Ballinger, R.E. & Clarck, D.R., 1973. Energy content of lizard eggs and the measurement of reproductive effort. *J. Herp.* 7: 129-132.
- Ballinger, R.E. & Congdon, J.D., 1980. Food resource limitation of body growth rates in *Sceloporus scalaris* (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980: 921-923.
- Ballinger, R.E. & Schranck, G.D., 1972. Reproductive potential of female whiptail lizard *Cnemidophorus gularis gularis*. *Herpetologica* 28:217-222.

- Bartolomeu, G.C.Jr., 1953. The Modification by temperature of the photoperiodic control of gonadal development in the lizard *Xantusia vigilis*. *Copeia* 1953: 44-50.
- Barwick, R.E., 1959. The life history of the common New Zealand skink, *Leiopisma zealandia* (Gray, 1943). *Trans. Roy. Soc. New Zealand* 86: 331-380.
- Bertalanffy, L. von, 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quart. Rev. Biol.* 32: 217-231.
- Blem, C.R., 1982. Biennial reproduction in snakes: an alternative hypothesis. *Copeia* 1982: 961-963.
- Cale, W.G.Jr. & Gibbons, J.W., 1972. Relationship between body size of the fat bodies and total lipid content in the canebrake rattlesnake (*Crotalus horridus*) and the blackracer (*Coluber constrictor*). *Herpetologica* 28: 51-53.
- Carothers, J.H., 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *Am. Nat.* 124 (2): 244-254.
- Carpenter, C.C. & Ferguson, G.W., 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. In: Gans, C. & Tinkle, D.W. (eds.), *Biology of the Reptilia*, 7A. Academic Press, London.
- Church, G., 1962. The reproductive cycles of the javanese house geckos, *Cosymbotus platyurus*, *Hemidactylus frenatus* and *Peropus mutilatus*. *Copeia* 1962: 262-269.

- Clarck, D.R., 1970. Age specific "reproductive effort" in the worm snake *Carphophis vermis* (Kennicott). Trans. Kansas Acad. Sci. 73: 20-24.
- Cole, C.J., 1963. Femoral glands of the lizard, *Crotaphytus collaris*. J. Morph. 118: 119-136.
- Cuellar, O., 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight / body weight ratio. Am. Midl. Nat. 111: 242-258.
- Dansereau, P., 1947. Zonation et succession sur la restinga de Rio de Janeiro. Rev. Can. Biol. 6: 447-477.
- Darwin, C., 1859. The origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. London.
- Darwin, C.R., 1874. The descent of man and selection in relation to sex. Second Edition, John Murray, London.
- Derickson, W.K., 1974. Lipid deposition and utilization in the sagebrush lizard *Sceloporus graciosus*: its significance for reproduction and maintenance. Comp. Biochem. Physiol. 49: 267-272.
- Derickson, W.K., 1976. Lipid storage and utilization in reptiles. Amer. Zool. 16: 711-723.

- Dessauer, H.C., 1955. Seasonal changes in the gross organ composition of the lizard *Anolis carolinensis*. *J. Exp. Zool.* 128: 1-12.
- Dobie, J.L., 1971. Reproduction and growth in the alligator snapping turtle, *Macroclemys temmincki* (Troost). *Copeia* 1971: 645-658.
- Donoso-Barros, R., 1966. *Reptiles de Chile*. Ediciones de la Universidad de Chile, 458 pp., Santiago, Chile.
- Droge, D.L.; Jones, S.M. & Ballinger, R., 1982. Reproduction of *Holbrokia maculata* in Western Nebraska. *Copeia* 1982: 356-362.
- Dunham, A.E., 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.
- Dunham, A.E., 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecol. Monogr.* 50 : 309-330.
- Dunham, A.E.; Miles, D.B. & Reznick, D.N., 1988. Life history patterns in squamate reptiles. *Em:* Gans, C. & Huey, R.B. (eds.), *Biology of the Reptilia*, 16B, pp. 441-522. Allan R. Liss, Inc., N.Y.
- Fisher, R.A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Claredon Press, Oxford, England.

- Fitch, H.S., 1960. Autoecology of the copperherd. Univ. Kansas Pub. Mus. Nat. Hist. 13: 85-288.
- Fitch, H.S., 1975. A demographic study of the ringneck snake (*Diadophis punctatus*) in Kansas. Univ. Kansas Pub. Mus. Nat. Hist. 62: 1-53.
- Fitch, H.S., 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 52: 1-247.
- Fitch, H.S., 1976. Sexual size differences in the mainland Anoles. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Kans. 50: 1-21.
- Fitch, H.S., 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. Univ. Kans. Sci. Bull. 51 (13): 441-461.
- Fitch, H.S., 1980. Reproductive strategies of reptiles. SSAR Contributions to Herpetology 1, Reproductive biology and diseases of captive reptiles, Murphy, J.B. & Collins, J.J. (eds.). Society for the study of amphibians and reptiles.
- Fitzpatrick, L.C., 1973. Energy allocation in the allegeny mountain salamander *Desmognathus ochrophaeus*. Ecol. Monogr. 43: 43-58.
- Fitzpatrick, L.C., 1976. Life history patterns of storage utilization lipids for energy in amphibians. Amer. Zool. 16: 725-732.

- Franco, S.M.S., 1987. Zonação microclimática e vegetacional na restinga de Barra de Maricá, R.J. **Monografia de Bacharelado**, Inst. Biol. UERJ.
- Franco, A.C.; Valeriano, D.M.; Santos, F.M.; Hay, J.D.; Henrique, R.P.B. & Medeiros, R.A., 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga de Barra de Maricá. Em: Lacerda, L.D.; Araújo, D.S.D.; Cerqueira, R. & Turcq, B. (orgs.), **Restingas: origem, estrutura, processos.**, 477 pp., CEUFF, Niterói.
- Furtado, A., 1988. Fitossociologia da vegetação da área de praia da Restinga de Barra de Maricá. **Monografia de Bacharelado**, Inst. Biol. UERJ
- Gaffney, F.G. & Fitzpatrick, L.C., 1973. Energetics and lipid cycles in the lizard *Cnemidophorus tigris*. *Copeia* 1973 (3): 446-452.
- Goin, C.J.; Goin, D.B. & Zug, G.R., 1978. **Introduction to herpetology**. W.H. Freeman & Company, 378 pp., N.Y.
- Goldberg, S.R. & Bezy, R.L., 1974. Reproduction in the island night lizard *Xantusia riversiana*. *Herpetologica* 30: 350-360.
- Gorman, G.C. & Licht, P., 1975. Differences between the reproductive cycles of sympatric anolis lizard on Trinidad. *Copeia* 1975: 332-337.

- Greer, A.E., 1986. On the absence of visceral fat bodies within a major lineage of scincid lizards. *J. Herp.* 20 (2): 267-269.
- Hahn, W.E. & Tinkle, D.W., 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptative significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *J. Exp. Zool.* 158: 70-86.
- Halliday, T.R. & Verrel, P.A., 1988. Body size and age in amphibians and reptiles. *J. Herpetol.* 22: 253-265.
- Henriques, R.P.B.; Meirelles, M.L. & Hay, J.D., 1984. Ordenação e distribuição de espécies das comunidades vegetais na praia da Restinga de Barra de Maricá, R.J. *Rev. Bras. Bot.* 7: 27-36.
- Hirshfield, M.F. & Tinkle, D.W., 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* 72: 2227-2231.
- Hoddenbach, G.A. & Turner, F.B., 1968. Clutch size of the lizard *Uta stansburiana* in Southern Nevada. *Amer. Midl. Nat.* 80: 262-265.
- Hoddenbach, G.A. & Lannon Jr., J.R., 1967. Notes on the natural history of the mexican gecko, *Phyllodactylus tuberculosus*. *Herpetologica* 23: 293-296.

- Howard, C.W., 1974. Comparative reproductive ecology of horned lizards (Genus *Phrynosoma*) in Southwestern United States and Northern Mexico. *J. Ariz. Acad. Sci.* 9: 108-116.
- Inger, R.F. & Greenberg, B., 1966. Annual reproductive patterns of lizards from a bornean rain forest. *Ecology* 47: 1007-1021.
- Itô, Y., 1978. *Comparative ecology*. Cambridge University Press, 436pp.
- Jackson, J.F. & Telford Jr., S.R. 1974. Reproductive ecology of the Florida scrub lizard *Sceloporus woodi*. *Copeia* 1974: 689-694.
- Jameson Jr., E.W. & Allison, A., 1976. Fat and breeding cycles in two montane populations of *Sceloporus occidentalis* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *J. Herp.* 10 (3): 211-220.
- Johnson, R.N. & Lillywhite, H.B., 1979. Digestive efficiency of the omnivorous lizard *Klauberina riversiana*. *Copeia* 3: 431-437.
- Kolata, G.B., 1977. Sexual dimorphism and mating systems: how did they evolve? *Science* 195: 382-383.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B., 1981. *An introduction to behavioral ecology*. Sinauer Ass, Inc., Sunderland, MA.

- Law, R., 1979. Optimal life histories under age-specific predation. *Am. Nat.* 114: 399-417.
- Lewis, H.L. & Rose, F.L., 1969. Effects of fat body acids on ovarian and liver metabolism of *Ambystoma tigrinum*. *Comp. Biochem. Physiol.* 30: 1055-1060.
- Licht, P., 1966. Reproduction in lizards: influence of temperate on photoperiodism in testicular recrudescence. *Science* 154: 1668-1670.
- Licht, P., 1973. Environmental influences on the testis cycles of the lizards *Dipsosaurus dorsales* and *Xantusia vigilis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 45: 7-20.
- Licht, P., 1974. Response of *Anolis* lizard to food supplementation in nature. *Copeia* 1974: 215-221.
- Licht, P. & Gorman, G.C., 1970. Reproductive and fat cycles in caribbean *Anolis* lizards. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 93: 1-52.
- Magnusson, W.E., 1987. Reproductive cycles of teiid lizards in amazonian savanna. *J. Herp.* 21: 307-316.
- Marion, K.R. & Sexton, D.J., 1971. The Reproductive cycle of the lizard *Sceloporus malachitichus* in Costa Rica. *Copeia* 1971: 517-526.
- Mayhew, W.W., 1961. Photoperiodic response of female fringe-toed lizards. *Science* 134: 2104-2105.

- Mayhew, W.W., 1963. Reproduction in the granite spiny lizard *Sceloporus orcutti*. *Copeia* 1963: 114-122.
- Mayhew, W.W., 1963b. Some food preferences of captive *Sauromalus obesus*. *Herpetologica* 19: 10-16.
- Mayhew, W.W., 1964. Photoperiodic responses in three species of the lizard genus *Uma*. *Herpetologica* 20: 95-113.
- Mayhew, W.W., 1966. Reproduction in the arenicolous lizard *Uma notata*. *Ecology* 47: 9-18.
- Medica, P.A.; Bury, R.B. & Turner, F.B., 1975. Growth of the desert tortoise (*Copherus agassizi*) in Nevada. *Copeia* 1975: 639-643.
- Mertens, R., 1938. Bemerkungen über die brasilianischen arten der gattung *Liolaemus*. *Zoologischer Anzeiger* 123: 220-222.
- Michod, R.E., 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *Am. Nat.* 113: 531-550.
- Muller, P. & Steiniger, H., 1977. Evolutionsgeschwindigkeit, verbreitung und verwandtschaft brasilianischer erdleguane der gattung *Liolaemus* (Sauria: Iguanidae). *Mitteilungen* 9. Schwerpunkt für Biogeographie der Universität des Saarlandes, Saarbrücken: 1-17.

- Nagy, K.A., 1983. Ecological energetics of a lizard. Em: Huey, R.B.; Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (eds.), **Lizard Ecology: Studies on a Model Organism**. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- 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.
- Nimer, E., 1979. Climatologia do Brasil. IBGE, 422 pp., Rio de Janeiro.
- Ortiz, J.C. & Zunino, S., 1976. Ciclo reproductor de *Liolaemus nigromaculatus kuhlmani*. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaiso* 9: 127-132.
- Parker, W.S., 1972. Notes on *Dipsosaurus dorsalis* in Arizona. *Herpetologica* 28: 226-229.
- Parker, W.S., 1973. Notes on reproduction of some lizards from Arizona, New Mexico, Texas and Utah. *Herpetologica* 29: 258-264.
- Parker, W.S. & Pianka, E.R., 1975. Notes on the ecology of the iguanid lizard, *Sceloporus magister*. *Herpetologica* 29: 143-152.
- Peters, J.A. & Donoso-Barros, R., 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata: part II. Lizards and amphisbaenians. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 297: 1-293.

- Pianka, E.R., 1970a. On r and K - selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Pianka, E.R., 1970b. Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51: 703-720.
- Pianka, E.R., 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Amer. Zool.* 16: 775-784.
- Pianka, E.R., 1986. Ecological phenomena in evolutionary perspective. In: Polunin, N. (ed.), *Ecosystem Theory and Application*, pp. 325-336, John Wiley & Sons Ltd.
- Pianka, E.R. & Parker, W.S., 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109: 453-464.
- Pipkin, S.B., 1965. The influence of adult and larval food habits on population size of neotropical ground-feeding *Drosophila*. *Amer. Midl. Nat.* 74: 1-27.
- Pope, C.H., 1956. The Reptile World. Knopf, A.A. (ed.), 324 pp., N.Y.
- Rand, A.S., 1967. Ecology and social organization of *Anolis lineatopus*. *Proc. U.S. Natl. Mus.* 122: 1-79.
- Rand, A.S., 1982. Clutch and egg size in Brazilian Iguanid lizards. *Herpetologica* 38: 171-178.

- Robertson, P., 1981. Comparative reproductive ecology of two southeastern australian skinks. Em: Banks, C.B. & Martin, A.A. (eds.), Proceedings of the Melbourne Herpetological Symposium, pp. 25-37, Zoological Board of Victoria, Melbourne.
- Rocha, C.F.D., 1985a. Ecologia de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae) na Restinga de Barra de Maricá, R.J. Monografia de Bacharelado, Inst. Biol., UERJ.
- Rocha, C.F.D., 1985b. *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae): um problema para manejo e conservação. Bol. FBCN 20: 106-108.
- Rocha, C.F.D., 1986. Distribuição geográfica de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae), um lagarto endêmico do Estado do Rio de Janeiro. Bol. FBCN 21: 163-167.
- Rocha, C.F.D., 1988. Ritmo de atividade e microclimatologia do habitat de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae). An. Sem. Reg. Ecol. VI: 269-281.
- Rocha, C.F.D., 1989. Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of Southeastern Brazil. J. Herpetol. 23 (3): no prelo.
- Rodrigues, M.T., 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria: Iguanidae). Arq. Zool., S.Paulo 31: 105-230.

- Roughgarden, J., 1974. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *Am. Nat.* 108: 429-442.
- Ruibal, R.; Philibosian, R. & Adkins, J.L., 1972. Reproductive cycle and growth in the lizard *Anolis acutus*. *Copeia* 1973 (3): 509-518.
- Schoener, T.W., 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155: 474-477.
- Schoener, T.W., 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404.
- Schoener, T.W. & Schoener, A., 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 1978: 390-405.
- Seigel, R.A.; Fitch, H.S. & Ford, N.B., 1986. Variation in relative clutch mass in snakes among and within species. *Herpetologica* 42: 179-185.
- Sexton, O.J.; Ortleb, E.F.; Hathaway, L.M.; Ballinger, R.E. & Licht, P., 1971. Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology* 52: 201-215.
- Sherbrooke, W.C., 1975. Reproductive cycle of a tropical teiid lizard, *Neusticurus ecpleopus* Cope, in Peru. *Biotropica* 7: 194-207.

- Salva, J.G. & Somner, G.V., 1984. A vegetação da Restinga na Barra de Maricá, R.J. Em: Lacerda, L.D.; Araújo, D.S.D.; Cerqueira, R. & Turcq, B. (orgs.), *Restingas: Origem, Estrutura, Processos*, pp 217-225, 477 pp., CEUFF, Niterói.
- Smith, R.E., 1968. Experimental evidence for gonadal-fat body relationship in two lizards (*Ameiva festiva*, *A. quadrilineata*). *Biol. Bull.* 134: 325-331.
- Stamps, J.A., 1977a. Rainfall, moisture and dry season growth rates in *Anolis aeneus*. *Copeia* 1977 (3): 415-419.
- Stamps, J.A., 1977b. Social behavior and spacing patterns in lizards. Em: Gans, C. & Tinkle, D.W. (eds.), *Biology of the Reptilia*, vol 7A, pp 265-335, Academic Press, London.
- Stickel, L.F.; Stickel, W.H. & Schmid, F.C., 1980. Ecology of a Maryland population of a black rat snakes (*Elaphe o. obsoleta*). *Am. Midl. Nat.* 103: 1-14.
- Telford, S.R., 1970. Seasonal fluctuations in liver and fat body weights of the Japanese lizard *Takydromus tachydromides* Schlegel. *Copeia* 1970: 681-688.
- Tinkle, D.W., 1967. The life and demography of the side-blotched lizard *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 132: 1-182.
- Tinkle, D.W., 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Amer. Natur.* 103: 501-516.

- Tinkle, D.W. & Hadley, N.F., 1973. Reproductive effort and winter activity in the montane lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1973: 272-277.
- Tinkle, D.W. & Hadley, N.F., 1975. Lizard reproductive effort caloric estimates and comments on its evolution. *Ecology* 56: 427-434.
- Tinkle, D.W.; Wilbur, H.M. & Tilley, S.G., 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Trivers, R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. Em: Campbell, B.G. (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man*, pp. 136-179, Aldine-Atherton, Inc., Chicago.
- Trivers, R.L., 1976. Sexual selection and resource-accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30: 253-269.
- Troyer, K., 1987. posthatching yolk in a lizard : internalization and contribution to growth. *J. Herp.* 21 (2): 102-106.
- Turner, F.B.; Hoddenbach, G.A.; Medica; F.A. & Lannon, J.R., 1970. The demography of the lizard *Uta stansburiana* Baird and Girard, in Southern Nevada. *J. Anim. Ecol.* 39: 505-519.
- Vallejo, L.R. & Vallejo, M.S., 1981. Contribuição ao estudo ecológico dos microartrópodos do "litter" na Restinga de Maricá - R.J. *Rev. Bras. Biol.* 41 (3): 539-543.

- Vanzolini, P.E., 1970. Zoologia, sistemática, geografia e a origem das espécies. Série Teses e Monografias 3, 56 pp., USP, Inst. Geogr.
- Vanzolini, P.E. & Ab'Saber, A., 1968. Divergence rate in South American lizards of the genus *Liolaemus* (Sauria: Iguanidae). Pap. Avuls. Zool. S.P. 21: 205-208.
- Vitt, L.J., 1977. Observations on clutch and egg size and evidence for multiple clutches in some lizards of Southwestern United States. *Herpetologica* 33: 333-338.
- Vitt, L.J., 1978. Caloric content of lizard and snake (Reptilia) eggs and bodies and the conversion of weight to caloric data. *J. Herp.* 12: 65-72.
- Vitt, L.J., 1981. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *Am. Nat.* 117: 506-514.
- Vitt, L.J., 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus occelifer*. *Copeia* 1983 (2): 359-366.
- Vitt, L.J., 1986. Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia* 1986: 773-786.
- Vitt, L.J. & Cooper, W.E. Jr., 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Can. J. Zool.* 63: 995-1002.

- Vitt, L.J. & Ohmart, R.D., 1975. Ecology, reproduction and reproductive effort of the iguanid lizard *Urosaurus graciosus* on the Lower Colorado River. *Herpetologica* 31: 56-65.
- Vitt, L.J. & Price, H.J., 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-255.
- Vogt, R.C., 1980. Natural history of the map turtles *Graptemys pseudogeographica* and *G. ovachitensis* in Wisconsin. *Tulane Stud. Zool. Bot.* 22: 17-48.
- Webb, G.J.W.; Bockworth, R. & Manolis, S.C., 1983. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area, N.T. Population age structure. *Aust. Wildl. Res.* 10: 383-401.
- Webb, G.J.W.; Messel, H.; Crawford, J. & Verbury, M.J., 1978. Growth rates of *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylia) from Arnhem Land, Northern Australia. *Aust. Wildl. Res.* 5: 385-399.
- Wilbur, H.M.; Tinkle, D.W. & Collins, J.P., 1974. Environmental certainty, trophic level and resource availability in life history evolution. *Amer. Nat.* 108: 805-817.
- Wilhoft, D.C., 1963. Gonadal histology and seasonal changes in the tropical australian lizard *Leiopisma rhomboidalis*. *J. Morph.* 113: 185-204.

- Williams, G.C., 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Woodbury, A.M., 1956. Uses of marking animals in ecological studies: marking amphibians and reptiles. *Ecology* 37: 670-674.
- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., 718 pp., Englewood Cliffs, New Jersey.