

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



João Carlos Lopes Costa

**Nicho trófico de *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) em  
ambiente de restinga**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
JOÃO CARLOS LOPES COSTA  
*Cláudio Silva Araújo*  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia para obtenção do Título de  
Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis

Co-Orientador: Dr. Márcio Silva Araújo

Campinas, 2008

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

|              |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|--------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>C823n</b> | <p>Costa, João Carlos Lopes<br/>Nicho trófico de <i>Tropidurus hispidus</i> (Sauria: Tropiduridae) em ambiente de restinga. / João Carlos Lopes Costa. – Campinas, SP: [s.n.], 2008.</p> <p>Orientadores: Sérgio Furtado dos Reis, Márcio Silva Araújo.<br/>Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Especialização individual (Ecologia). 2. Variação intrapopulacional. 3. Partilha de recursos (Ecologia). 4. Nicho (Ecologia). I. Reis, Sérgio Furtado dos. II. Araújo, Márcio Silva. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.</p> <p>(scs/ib)</p> |
|--------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

**Título em inglês:** Trophic niche of *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) in restinga environment.

**Palavras-chave em inglês:** Individual specialization (Ecology); Intrapopulation variation; Resource partitioning (Ecology); Niche (Ecology).

**Área de concentração:** Ecologia.

**Titulação:** Mestre em Ecologia.

**Banca examinadora:** Sérgio Furtado dos Reis, Arício Xavier Linhares, Cynthia Peralta de Almeida Prado.

**Data da defesa:** 30/09/2008.

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia.

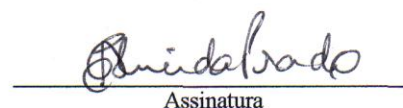
Campinas, 30 de setembro de 2008

**BANCA EXAMINADORA**

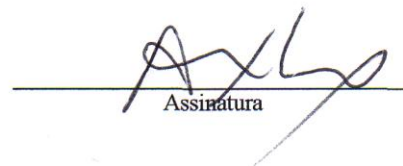
Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis

  
Assinatura

Profª. Dra . Cynthia Peralta de Almeida Prado

  
Assinatura

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares

  
Assinatura

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Profª. Dra . Eleonore Zulnara Freire Setz

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Este estudo é dedicado à memória de José  
Calazans Pereira Costa (1919-2000).

## Índice

|                                            |      |
|--------------------------------------------|------|
| Índice de figuras                          | VI   |
| Índice de tabelas                          | VII  |
| Agradecimentos                             | VIII |
| Resumo                                     | X    |
| Abstract                                   | XII  |
| 1. Introdução                              | 1    |
| 2. Objetivos                               | 6    |
| 3. Material e Métodos                      | 7    |
| 3.1. Área de estudo                        | 7    |
| 3.2. Coleta dos dados                      | 8    |
| 3.2.1. Medidas morfológicas                | 8    |
| 3.2.2. Identificação dos itens alimentares | 8    |
| 3.3. Análise dos dados                     | 9    |
| 4. Resultados                              | 12   |
| 5. Discussão                               | 29   |
| 6. Literatura citada                       | 25   |

## Índice de Figuras

**Figura 1.** Médias mensais da precipitação pluviométrica (barras) e da temperatura (linha) na Ilha de São Luís, Maranhão, no período de 1961-1990; **pág. 7**

**Figura 2.** Distribuição dos valores de  $PS_i$  dos indivíduos de *Tropidurus hispidus* nos transectos A e B em uma área Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA.; **pág. 18**

## Índice de Tabelas

**Tabela 1.** Composição da dieta de *Tropidurus hispidus* em uma área de Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA; **pág.13 e 14**

**Tabela 2.** Caracterização morfológica de machos, fêmeas e jovens de *Tropidurus hispidus* em uma área de Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA.; **pág.15**

**Tabela 3.** Índice de Similaridade Proporcional de Schoener (1968),  $PS_{ij}$ , entre as dietas dos adultos *versus* jovens, e machos *versus* fêmeas de *Tropidurus hispidus* em uma área Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA.; **pág.16**

## Agradecimentos:

A minha amada filha Ana Raquel, a alegria e razão da minha vida.

Aos meus pais, José Costa e Regina Lopes, e a toda minha família pela educação e incentivos que me deram durante toda a minha vida.

A Thiare Silva Fortes pelo amor, companheirismo e atenção.

Ao professor Sérgio Furtado dos Reis e Márcio Silva Araújo pela ajuda, orientações e principalmente pela paciência.

A professora Cynthia Peralta de Almeida Prado e a professora Eleonore Zulnara Freire Setz, pela leitura da dissertação e sugestões valiosas.

Ao professor Arício Xavier Linhares, pela identificação dos artrópodes, pela leitura e sugestões da dissertação.

Ao professor Wesley Augusto Conde Godoy pela leitura da dissertação.

A minha família de Campinas, Leonardo Dominici Cruz e Fernanda Fernandes, pela ajuda e apoio nos momentos difíceis.

Aos amigos Jivanildo Pinheiro Miranda e Claudivã Matos Maia pelo incentivo em fazer a pós-graduação.

Ao mais novo amigo e mestre Paulo Roberto Manzani por dividir seu vasto conhecimento sobre herpetologia e pela leitura e sugestões da dissertação.

A Patrícia de Lima de Brito, a pessoa mais importante durante o trabalho de campo, pois sem ela esta pesquisa não poderia ser feita.



Aos amigos de republicas: Kid, Tadeu, Cabeça, K-din , Sombra, Aerólito, Plâncton, Carol, Bilau, Zezão e Mussum, pelos momentos agradáveis, discussões e churrascos.

A professora Gisele Garcia Azevedo, por ceder seu laboratório e transporte ao campo e ao professor Antonio Augusto por ceder a base de Panaquatira

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

## Resumo

A dieta é um dos principais atributos do nicho ecológico de qualquer espécie animal. Geralmente nos estudos ecológicos os indivíduos de uma população são considerados ecologicamente equivalentes em relação ao uso de recurso. Contudo, esta abordagem tem se mostrada inadequada na descrição da utilização de recurso para várias espécies, como demonstrado por dados empíricos. A variação intrapopulacional pode ser ocasionada por fatores exógenos ou fenômenos endógenos ocasionados pelas diferenças sexuais e/ou ontogenéticas. Além disso, indivíduos pertencentes à mesma classe etária, ao mesmo sexo e dentro da mesma localidade podem também exibir variação no nicho. Esse fenômeno é denominado de “especialização individual” e sua ocorrência tem sido descrita para comunidades temperadas ou depauperadas até o presente momento. Para verificar quais fenômenos podem produzir a variação no nicho de lagartos tropicais foi utilizado como modelo *Tropidurus hispidus*. Os objetivos deste estudo foram: descrever a composição da dieta; investigar a existência de variação intrapopulacional no nicho trófico; determinar em que níveis essa variação se expressa; e testar se a morfologia é um mecanismo subjacente ao uso de recursos alimentares nesta espécie. Dentre os fenômenos analisados, a variação intrapopulacional parece ser ocasionada unicamente pela especialização individual. Os itens mais consumidos por *T. hispidus*, formigas, besouros e cupins, produzem uma variedade de substâncias químicas tóxicas que podem impor um alto custo para desintoxicação e gerar preferências alimentares individuais. Outra possível fonte de variação é a ocorrência de diferentes comportamentos de forrageio por indivíduos da mesma população. Este é o primeiro registro da ocorrência de especialização individual em lagartos tropicais e reforça a percepção de que esse fenômeno está presente em comunidades tropicais de alta diversidade,

contrariando o padrão estabelecido na literatura, relacionando à ocorrência da especialização individual a comunidades temperadas e depauperadas.

## Abstract

The diet is one of the main attributes of the ecological niche of animal species. Generally, the individuals of a population are considered ecologically equivalent in ecological studies that focus on resource use. Nevertheless, this approach has been inadequate to correctly describe resource use by various species, as demonstrated by empirical data. Intrapopulation variation may be caused by exogenous factors or endogenous phenomena such as sexual and/or ontogenetic differences. Additionally, individuals belonging to the same age or sex, and within a single site or time can also show differences in niche. This phenomenon has been defined as “individual specialization” and its occurrence is related to temperate and/or depauperate communities. To verify which phenomena produce niche variation in tropical lizards, we used *Tropidurus hispidus* as a model system. The aims of this study were to describe the diet composition; to investigate the existence of intrapopulation variation in trophic niche; to determine at which levels this variation is expressed, and test if the morphology is an underlying mechanism in food resource use in this species. The intrapopulation variation seems to be caused uniquely by individual specialization. The most consumed items by *T. hispidus*, ants, beetles and termites, produce a variety of toxic chemical substances that can impose a high cost for desintoxication and generate individual alimentary preferences. Another possible source of variation is the occurrence of different forage behaviors by individuals of the same population. This is the first record of the occurrence of individual specialization in tropical lizards, which suggests the presence of this phenomenon in highly diverse tropical communities, contradicting the established literature relating the occurrence of individual specialization to temperate and depauperate communities.

## 1. Introdução

A dieta é uma das principais dimensões do nicho ecológico de qualquer espécie animal (Hutchinson, 1957; Pianka, 1986, 1993; Sih e Christensen, 2001). Nesta dimensão do nicho as espécies são classificadas quanto a quantidade de recursos que consomem ou utilizam. Deste modo, as espécies que consomem apenas uma faixa muito estreita de tipos de recursos são consideradas "especialistas" e as espécies que consomem uma ampla variedade de tipos de presa são consideradas "generalistas" (Pianka, 1986).

As espécies são geralmente tratadas em estudos ecológicos sob um ponto de vista tipológico, no qual todos os indivíduos de uma população são considerados ecologicamente equivalentes em relação ao uso de recursos (*e.g.* Pianka, 1986). Esta visão das populações naturais advém da ecologia clássica, da qual um dos principais componentes é a teoria do nicho ecológico (Hutchinson, 1957). Esta visão, no entanto, tem sido repetidamente refutada por dados empíricos, mostrando que muitas populações naturais são compostas de indivíduos ecologicamente heterogêneos que usam diferentes subconjuntos dos recursos disponíveis (Van Valen, 1965; Werner e Sherry, 1986; West, 1987; Smith e Skúlason, 1996; Skúlason e Smith, 1997; Bolnick *et al.*, 2003).

A utilização de diferentes recursos por indivíduos da mesma população pode ser ocasionada por fenômenos endógenos como diferenças entre os sexos e/ou ontogenéticas (Schoener, 1986). Diferenças ecológicas entre machos e fêmeas ocorrem em uma ampla variedade de táxons (Shine, 1989), sendo freqüentemente atribuídas à seleção sexual (Cox *et al.*, 2003) ou à seleção por fecundidade (Shine, 1989). Nos dois casos, o uso diferencial de recursos entre os sexos é um mero efeito colateral do dimorfismo sexual resultante de forças não-

ecológicas. Contudo, há casos em que o dimorfismo sexual resulta de forças ecológicas, como por exemplo a competição intra-específica (Darwin, 1871; Shine, 1989; Temeles *et al.*, 2000).

A mudança ontogenética do nicho, ou seja, a diferença no uso de recursos entre jovens e adultos é geralmente atribuída ao aumento de tamanho (Polis, 1984) ou a diferenças nas necessidades energéticas das classes etárias. Semelhante ao que pode ocorrer em alguns exemplos de dimorfismo sexual, as diferenças ecológicas entre classes etárias também podem surgir como forma de reduzir a competição intra-específica (Polis, 1984). Por exemplo, o aumento de tamanho permite o consumo de presas maiores e/ou de táxons diferentes (Werner e Gilliam, 1984), potencialmente reduzindo a competição entre as classes etárias.

Os indivíduos de uma população, no entanto, podem exibir variação em suas dietas mesmo pertencendo à mesma classe etária ou ao mesmo sexo. Esse fenômeno é denominado “especialização individual” e é reconhecido como um dos mecanismos endógenos da variação intrapopulacional do nicho (Bolnick *et al.*, 2003). Em uma população em que existe especialização individual, os indivíduos usam um conjunto de recursos significativamente menor do que o conjunto de recursos utilizados pela população como um todo (Bolnick *et al.*, 2003). Por exemplo, a população do tentilhão da ilha de Cocos, *Piranoloxias inornata*, é considerada generalista, explorando uma ampla variedade de recursos. No entanto, cada indivíduo é especializado em um ou poucos recursos, de forma que a população como um todo é generalista, mas composta de indivíduos relativamente especialistas (Werner e Sherry, 1987).

A evolução da especialização individual tem sido interpretada como uma consequência da expansão do nicho populacional devido à liberação competitiva (Bolnick *et al.*, 2003), ou seja, os indivíduos de uma população em uma comunidade com poucos competidores estão livres para

utilizar diferentes recursos o que proporciona um aumento da amplitude do nicho populacional. Dados empíricos da ocorrência deste fenômeno em ambientes de baixa diversidade de espécies em regiões temperadas (Robinson, 2000; Bolnick, 2004) e em regiões tropicais depauperadas (Werner e Sherry, 1987) corroboram tal idéia (para revisão, Bolnick *et al.*, 2003)

A variação ocasionada pela especialização individual pode ter importantes implicações ecológicas, como a redução da competição intra-específica, uma vez que os indivíduos consomem recursos diferentes (Bolnick, 2001; Swanson *et al.*, 2003), e o efeito diferencial da competição interespecífica (Taper e Case, 1985) e da predação sobre os indivíduos da população. Este fenômeno também pode ter importantes implicações evolutivas, sendo em alguns casos uma condição necessária para a ocorrência de seleção disruptiva e, como consequência, divergência evolutiva (Dieckman e Doebeli, 1999; Bolnick, 2004).

Os mecanismos mais plausíveis que limitariam o uso de recurso pelos indivíduos e permitiriam a ocorrência de especialização individual são os “trade-offs” funcionais (Bolnick *et al.*, 2003). “Trade-offs” impedem a otimização simultânea de diferentes funções que requerem adaptações opostas (Stearns, 1992). Um exemplo hipotético deste mecanismo é quando um indivíduo especializa-se em um tipo de presa A perde a habilidade para desempenhar eficientemente a captura da presa B e *vice-versa*. Neste contexto, um indivíduo generalista que consome ambas as presas é menos eficiente do que os respectivos especialistas, o que favoreceria a especialização individual (Bolnick *et al.*, 2003). Há na literatura vários exemplos da ocorrência de “trade-offs” biomecânicos, comportamentais e fisiológicos em muitos aspectos do forrageamento (Bolnick *et al.*, 2003). Por exemplo, nas espécies em que a capacidade neural para a retenção de imagens de procura ou de comportamentos de captura é limitada, indivíduos que se

especializam em um único tipo de alimento formam imagens de procura mais eficientes e têm maior sucesso no forrageamento (e.g. Werner *et al.*, 1981; Lewis, 1986; Kohda, 1994; Bernays e Funk, 1999).

Os lagartos são considerados excelentes modelos para estudos em ecologia (Pianka, 1994; Pianka e Vitt, 2003). Parte do conhecimento atual sobre Ecologia decorre desses estudos, notadamente as idéias relacionadas à competição (Schoener, 1968, 1971; Pianka, 1975) e à estrutura de comunidades (Pianka, 1973). As diferenças interespecíficas nas dietas de lagartos estão fortemente associadas a diferenças biomecânicas do aparato trófico ou a diferenças no comportamento de forrageamento (Toft, 1985; Vitt e Pianka, 2007). Dois modos básicos de forrageamento são destacados. O forrageador sedentário (“*sit-and-wait*”), onde o indivíduo permanece estacionado em certo sítio esperando que presas móveis passem em seu campo de visão, e de modo inverso o forrageador ativo, que procura ativamente por suas presas que geralmente possuem baixa mobilidade (Huey e Pianka, 1981; Magnusson *et al.*, 1985; Perry, 2007). As diferenças biomecânicas em lagartos associadas ao uso de recursos diferentes estão relacionadas a forma e tamanho da cabeça e o desempenho na utilização dos recursos, tal como a existente entre velocidade de fechamento da boca e força de mordida (Vanhooeydonck *et al.*, 2007). Metzger e Herrel (2005), analisando a correlação entre forma da cabeça e divergência de nicho em lagartos, encontraram diferenças marcantes na altura do crânio e no comprimento do focinho entre lagartos herbívoros, onívoros e carnívoros. Os lagartos herbívoros são claramente distintos por possuírem o crânio mais alto e o focinho mais curto, provavelmente relacionado à necessidade de alta força de mordida para reduzir mecanicamente o material vegetal e facilitar a digestão. Por sua vez, lagartos carnívoros possuem o focinho e o processo retro-articular relativamente mais comprido, o que aumenta a eficiência na captura e processamento de presas



evasivas por aumentar a velocidade de fechamento das maxilas. Os lagartos onívoros ocupam um grupo intermediário entre as formas carnívoras e herbívoras. No entanto, a ocorrência de diferenças biomecânicas não está relacionada apenas a diferenças entre espécies (Herrel *et al.*, 2001; Vanhooydonck *et al.*, 2007), mas pode ocasionar também variação no nicho trófico dentro da população. Por exemplo, machos do lagarto *Galottia galloti* possuem a cabeça maior e mais robusta que as fêmeas, o que proporciona uma força de mordida maior e por sua vez pode permite o consumo de presas mais duras (Herrel *et al.*, 1999).

Para verificar os fenômenos endógenos subjacentes a variação no nicho populacional de lagartos tropicais foi utilizado como sistema modelo o Iguania *Tropidurus hispidus* (Tropiduridae), uma espécie, diurna, heliotérmica e classificada como um predador sedentário (Vitt, 1990 e 1995; Vitt e Zani, 1998). *Tropidurus hispidus* possui uma ampla distribuição, ocorrendo desde a Venezuela até o sul de Minas Gerais, em ambientes de caatinga, cerrado, restinga, afloramentos rochosos e em enclaves de formação aberta em áreas predominantemente florestadas (Rodrigues, 1988; Ávila-Pires, 1995; Ávila-Pires *et al.*, 2007). Devido à grande variedade de tipos de presas consumidas, *T. hispidus* é considerado um lagarto generalista, sendo sua dieta composta principalmente por cupins, formigas e besouros (Vitt *et al.*, 1996). Um fenômeno comum nas espécies de *Tropidurus* é o dimorfismo sexual. Em *T. hispidus*, por exemplo, os machos apresentam comprimento rostro-cloacal e as dimensões da cabeça maiores que as fêmeas (Vitt *et al.*, 1996) o que poderia promover diferenças no uso de recursos. Além disso, não há estudos que verifiquem se todos os indivíduos da população consomem os mesmos recursos ou se há diferenças individuais.

## 2. Objetivos

O objetivo geral desse estudo foi investigar o nicho trófico do lagarto *Tropidurus hispidus* em uma área de restinga na praia de Panaquatira, localizada na ilha de São Luís, Maranhão. Os objetivos específicos deste estudo foram:

1. Descrever a composição da dieta de *T. hispidus*
2. Investigar a existência de variação intrapopulacional no nicho trófico de *T. hispidus*
3. Determinar em que níveis essa variação se expressa: idade, sexo e/ou indivíduo
4. Testar se a morfologia é um mecanismo subjacente ao uso de recursos alimentares nesta espécie

### 3. Material e Métodos

#### 3.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na restinga de Panaquatira, município de São José de Ribamar (02°33'43''S, 44°03'15''W), Estado do Maranhão. A fisionomia da vegetação é típica de ambientes de restinga, composta de regiões com moitas de vegetação, que variam quanto à altura e largura, e regiões abertas cobertas com vegetação baixa (herbáceas ou gramíneas) ou com o solo exposto. O clima da região é Aw, segundo a classificação de Köppen, com uma estação chuvosa de janeiro a junho e uma estação seca de julho a dezembro (Figura 1). A amostragem dos indivíduos de *T. hispidus* foi feita nos meses de abril e maio de 2006.

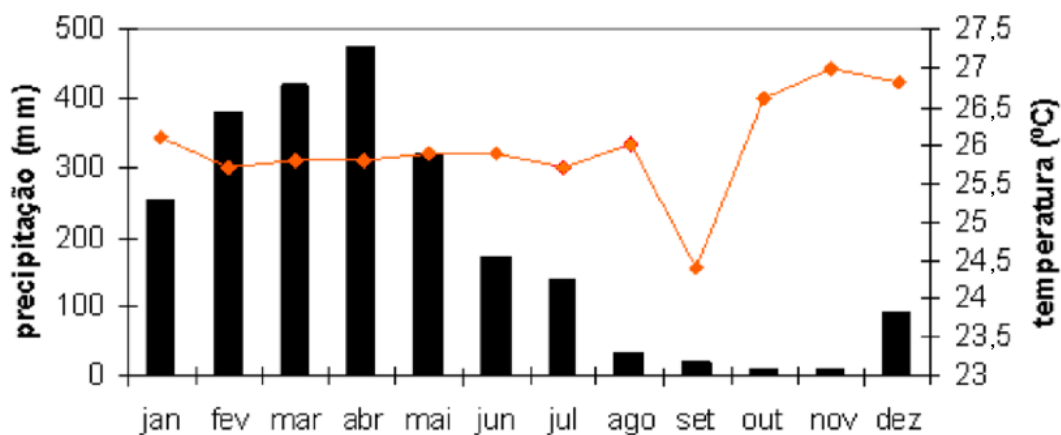


Figura 1: Médias mensais da precipitação pluviométrica (barras) e média mensais da temperatura do ar (linha) na Ilha de São Luís, Maranhão, no período de 1961-1990. Dados do Instituto Nacional de Meteorologia.

Os lagartos foram coletados em dois transectos de 250 m de comprimento, perpendiculares à linha da praia e distantes entre si aproximadamente 300 m. O horário de coleta foi igual ao horário de atividade de *T. hispidus* que é das 6h00 até as 18h00 (Vitt *et al.*, 1996). Os

indivíduos foram procurados visualmente e somente aqueles avistados a uma distância perpendicular máxima de 25 m com relação aos transectos foram amostrados. Os indivíduos foram capturados por meio de arma de pressão ou ligas de soro. A massa dos indivíduos foi obtida logo em seguida à captura utilizando-se dinamômetros Pesola<sup>®</sup>, com precisão de 0,1 ou 0,5 gramas.

### 3.2. Coleta dos dados

Os indivíduos foram medidos, como descrito no item abaixo, e dissecados no laboratório para determinação do sexo e observação dos conteúdos estomacais. O sexo dos indivíduos foi determinado pela observação das gônadas e a maturidade sexual determinada pelo comprimento rostro-cloacal (CRC). Os indivíduos foram considerados adultos quando apresentaram CRC maior ou igual a 81 cm para machos e 56 cm para as fêmeas (Vitt *et al.*, 1996).

3.2.1. *Medidas morfológicas*—Por meio do uso de paquímetro digital (precisão de 0,01mm), cada espécime teve as seguintes medidas morfológicas lineares aferidas: comprimento rostro-cloacal, medido da ponta do focinho até a parte posterior da abertura da cloaca; comprimento da cabeça (CC), medido da margem anterior da abertura auricular até a ponta do focinho; largura da cabeça (LC), medido no ponto mais largo; comprimento da mandíbula (CM), medido da comissura labial até a ponta da mandíbula; e largura da mandíbula (LM), medido no ponto mais largo.

3.2.2. *Identificação dos itens alimentares*—Todos os indivíduos tiveram seus estômagos retirados e os itens foram identificados e contados utilizando-se microscópio estereoscópico. O material vegetal foi dividido em flor, folha e semente. Como flores e folhas apresentaram apenas fragmentos e foi impossível determinar o número destes itens, eles foram tratados como presente

ou ausente nos estômagos. A maioria dos artrópodes encontrados foi identificada até ordem, exceto Formicidae, e a nomenclatura utilizada segue Grimaldi e Engel (2007).

### 3.3. Análise dos dados

Para se investigar a ocorrência de dimorfismo sexual, apenas as medidas dos indivíduos adultos foram utilizadas. Para quantificar a variação morfológica da população foi feita uma Análise de Componentes Principais das variáveis morfológicas. Para verificar se os sexos diferem em tamanho, os escores do Componente Principal 1, que estima uma medida multivariada de tamanho, foram testados por meio de uma ANOVA. Para verificar se havia diferenças sexuais de forma, os escores dos Componentes Principais 2 a 5 foram testados por meio de uma MANOVA. Todas as medidas foram transformadas em logaritmos e as análises realizadas no programa Systat11.

A percentagem de ocorrência (Korschgen, 1987) foi usada para se determinar a contribuição de cada recurso alimentar na dieta de *T. hispidus*. Esta estatística foi calculada como a frequência relativa dos estômagos contendo um recurso alimentar particular multiplicado por 100 (Korschgen, 1987). Como muitas categorias foram pouco representativas numericamente, foi utilizada a regra proposta por Krebs (1986) para eliminar as categorias menos representativas, permanecendo apenas as categorias numericamente mais importantes. Esta regra consiste no cálculo do recíproco do número  $k$  de categorias encontradas nos estômagos,  $1/k$ . A categoria  $j$  é incluída apenas se a sua proporção na dieta da população,  $q_j$ , é maior ou igual a  $1/k$ .

Para investigar a ocorrência de diferenças na dieta entre as classes etárias e os sexos foi utilizado o Índice de Similaridade Proporcional de Schoener (1968):

$$PS_{ij} = 1 - 0,5 \sum_k |p_{ik} - p_{jk}|$$

onde,  $PS_{ij}$  mede o grau de sobreposição entre as dietas de  $i$  e  $j$ ,  $p_{ik}$  e  $p_{jk}$  é a proporção da categoria  $k$  nas dietas de  $i$  e  $j$ .  $PS_{ij}$  varia de 0 (nenhuma sobreposição) até 1 (sobreposição total). No caso das comparações entre classes etárias,  $i$  e  $j$  representam jovens e adultos, enquanto que nas comparações envolvendo sexo, representam machos e fêmeas. Para se testar a significância dos valores empíricos de  $PS_{ij}$ , estes foram comparados a distribuições nulas obtidas por meio de *bootstrap* não-paramétrico, em que indivíduos são amostrados aleatoriamente das amostras empíricas e os valores de  $PS_{ij}$  recalculados. Em cada teste foram geradas 10.000 pseudo-amostras por meio de um código escrito em linguagem C.

Para se medir a variação na dieta entre indivíduos, foi utilizado o índice de especialização individual  $PS_i$ , que é uma adaptação do índice  $PS_{ij}$  e mede a sobreposição entre a dieta do indivíduo  $i$  e a dieta da população (Bolnick *et al.*, 2002):

$$PS_i = 1 - 0,5 \sum_k |p_{ik} - q_k| = \sum_k \min(p_{ik}, q_k)$$

onde  $p_{ik}$  corresponde à proporção da categoria  $k$  na dieta do indivíduo  $i$ , e  $q_k$  corresponde à proporção da categoria  $k$  na dieta da população. Para um indivíduo  $i$  que se especializa em uma única categoria de recurso  $k$ , o índice  $PS_i$  assume o valor de  $q_k$ , enquanto que para um indivíduo que consome os recursos na proporção direta da população,  $PS_i$  assume o valor de 1 (Bolnick *et al.*, 2002). Uma medida do grau de especialização individual da população como um todo,  $IS$ , pode ser obtida calculando-se a média dos valores individuais de  $PS_i$ . Os valores de  $PS_i$  e  $IS$  foram calculados usando-se o programa Indspec 1.0 (Bolnick *et al.*, 2002). Indspec 1.0 gera distribuições nulas de  $IS$  por meio de *bootstrap* não-paramétrico em que os indivíduos amostram

aleatoriamente o nicho populacional. Nas simulações foram gerados 10.000 valores nulos de *IS* contra os quais os valores empíricos foram testados.

O grau de especialização individual pode ser superestimado se existe variação espacial na abundância dos recursos e os indivíduos são amostrados em diferentes lugares. Como os lagartos aqui analisados foram amostrados em dois transectos, era necessário comparar as amostras oriundas dos dois transectos. Não havendo diferença, os indivíduos poderiam ser analisados em conjunto, formando uma única amostra. Havendo diferença, no entanto, é necessário analisar as amostras separadamente. Para comparar os dois transectos, as dietas dos indivíduos coletados nos dois transectos foram comparadas com um teste de qui-quadrado.

Para verificar se a variação entre as dietas dos indivíduos estava relacionada a suas características morfológicas, a matriz de sobreposição entre as dietas dos indivíduos foi correlacionada à matriz de distâncias Euclidianas morfológicas. É esperado que caso haja um efeito funcional da morfologia na dieta, indivíduos morfolologicamente semelhantes apresentem maior sobreposição entre suas dietas, o que resultaria em uma correlação negativa entre as duas matrizes. A matriz de sobreposição foi calculada utilizando-se o índice  $PS_{ij}$ , neste caso medindo o grau de sobreposição das dietas de todos os pares de indivíduos  $i$  e  $j$  da população. As distâncias Euclidianas morfológicas foram calculadas usando-se os escores dos componentes principais obtidos na Análise de Componentes Principais, com exceção do componente principal 1. A matriz de sobreposição par a par das dietas foi obtida no programa IndSpec1. A correlação entre as duas matrizes foi testada com um teste Mantel simples com 10.000 simulações, utilizando o programa PopTools (Hood, G. M. PopTools versão 2.6.9. Disponível na internet. <http://www.cse.csiro.au/poptools>).

#### 4. Resultados

Foram analisados os conteúdos estomacais de 111 indivíduos (33 machos, 33 fêmeas e 45 juvenis), obtendo-se 3.590 itens alimentares, classificados em 32 categorias. A dieta da população foi dominada numericamente por Isoptera (48,77%) e Formicidae (35,85%). Em menor número, também foram consumidas larvas de Lepidoptera (2,90%) e adultos de Coleoptera (2,87%). Os categorias mais freqüentes nos estômagos foram Formicidae (91,89% dos estômagos), adultos de Coleoptera (47,75%), larvas de Lepidoptera (45,75%) e Isoptera (44,14%). Os demais itens foram encontrados em pequeno número e em poucos indivíduos da população. De modo geral, machos, fêmeas e juvenis apresentaram a mesma composição numérica dos tipos de presa (Tabela 1).

Utilizando a regra proposta por Krebs (1989), apenas Isoptera, Formicidae, adultos de Coleoptera e larvas de Lepidoptera, foram incluídos nas análises de dieta. Estas categorias correspondem a aproximadamente 90% do total de presas encontradas. A composição das dietas diferiu nos dois transectos ( $\chi^2$  de Pearson = 23,59; g.l. = 3;  $P < 0,001$ ). Por esse motivo, analisamos as amostras dos dois transectos separadamente.

Diferenças morfológicas foram observadas entre indivíduos machos, fêmeas e jovens (Tabela 2). Machos foram significativamente maiores do que as fêmeas e (ANOVA,  $F_{1,45} = 109,94$ ;  $P < 0,001$ ) e diferentes destas na forma (MANOVA,  $F_{5,41} = 12,47$ ;  $P < 0,001$ ). Apesar dessas diferenças, não foi observada diferença significativa na composição da dieta entre os sexos (Tabela 3). Também não foi observada diferença na composição da dieta entre adultos e jovens (Tabela 3).



Tabela 1: Composição da dieta de *Tropidurus hispidus* em uma área de Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA, representada como o número de itens alimentares consumidos (Num) e sua percentagem na dieta (%), bem como a frequência de ocorrência nos estômagos (Freq), expressa como a porcentagem de estômagos em que uma categoria foi observado. Número de indivíduos analisados: machos 33, fêmeas 33 e jovens 45

| Tipos de presas   | Machos      |       | Fêmeas      |       | Jovens      |       |
|-------------------|-------------|-------|-------------|-------|-------------|-------|
|                   | Num (%)     | Freq  | Num (%)     | Freq  | Num (%)     | Freq  |
| Molusca           | 0 (0,00)    | 0,00  | 1 (0,10)    | 3,03  | 0 (0,00)    | 0,00  |
| Acari             | 0 (0,00)    | 0,00  | 0 (0,00)    | 0,00  | 6 (0,45)    | 4,44  |
| Araneae           | 5 (0,39)    | 15,15 | 11 (1,13)   | 21,21 | 29 (2,17)   | 37,78 |
| Scorpiones        | 1 (0,08)    | 3,03  | 0 (0,00)    | 0,00  | 0 (0,00)    | 0,00  |
| Pseudoscorpionide | 0 (0,00)    | 0,00  | 0 (0,00)    | 0,00  | 8 (0,60)    | 8,89  |
| Isopoda           | 2 (0,16)    | 3,03  | 3 (0,31)    | 3,03  | 3 (0,22)    | 4,44  |
| Chilopoda         | 4 (0,31)    | 12,12 | 7 (0,72)    | 15,15 | 4 (0,30)    | 8,89  |
| Diplopoda         | 3 (0,23)    | 9,09  | 5 (0,51)    | 15,15 | 0 (0,00)    | 0,00  |
| Collembola        | 0 (0,00)    | 0,00  | 0 (0,00)    | 0,00  | 1 (0,07)    | 2,22  |
| Odonata           | 0 (0,00)    | 0,00  | 2 (0,21)    | 6,06  | 1 (0,07)    | 2,22  |
| Dermaptera        | 0 (0,00)    | 0,00  | 3 (0,31)    | 9,09  | 1 (0,07)    | 2,22  |
| Embioidea         | 0 (0,00)    | 0,00  | 1 (0,10)    | 3,03  | 1 (0,07)    | 2,22  |
| Orthoptera        |             |       |             |       |             |       |
| Adulto            | 7 (0,55)    | 21,21 | 7 (0,72)    | 15,15 | 7 (0,52)    | 11,11 |
| Ninfa             | 1 (0,08)    | 3,03  | 0 (0,00)    | 0,00  | 3 (0,22)    | 2,22  |
| Blattaria         |             |       |             |       |             |       |
| Adulto            | 11 (0,86)   | 33,33 | 16 (1,64)   | 36,36 | 11 (0,82)   | 20,00 |
| Ninfa             | 0 (0,00)    | 0,00  | 3 (0,31)    | 6,06  | 1 (0,07)    | 2,22  |
| Isoptera*         | 834 (65,11) | 48,48 | 576 (59,08) | 36,36 | 341 (25,56) | 46,67 |
| Thysanoptera      | 1 (0,08)    | 3,03  | 0 (0,00)    | 0,00  | 0 (0,00)    | 0,00  |
| Hemiptera         |             |       |             |       |             |       |
| Adulto            | 5 (0,39)    | 12,12 | 5 (0,51)    | 12,12 | 21 (1,57)   | 22,22 |
| Ninfa             | 10 (0,78)   | 12,12 | 1 (0,10)    | 3,03  | 10 (0,75)   | 6,67  |
| Coleoptera        |             |       |             |       |             |       |
| Adulto*           | 24 (1,87)   | 45,45 | 21 (2,15)   | 36,36 | 58 (4,35)   | 57,78 |
| Larva             | 12 (0,94)   | 12,12 | 3 (0,31)    | 9,09  | 3 (0,22)    | 4,44  |
| Neuroptera        |             |       |             |       |             |       |
| Larva             | 1 (0,08)    | 3,03  | 1 (0,10)    | 3,03  | 1 (0,07)    | 2,22  |

Tabela 1: Continuação

| Tipos de presas     | Machos      |       | Fêmeas      |       | Jovens      |       |
|---------------------|-------------|-------|-------------|-------|-------------|-------|
|                     | Num (Prop)  | Freq  | Num (Prop)  | Freq  | Num (Prop)  | Freq  |
| Hymenoptera         |             |       |             |       |             |       |
| Formicidae*         | 292 (22,79) | 90,91 | 256 (26,26) | 93,94 | 739 (55,40) | 91,11 |
| Outros              | 7 (0,55)    | 15,15 | 6 (0,62)    | 15,15 | 8 (0,60)    | 17,78 |
| Diptera             | 1 (0,08)    | 3,03  | 0 (0,00)    | 0,00  | 2 (0,15)    | 4,44  |
| Lepidoptera         |             |       |             |       |             |       |
| Adulto              | 8 (0,62)    | 6,06  | 5 (0,51)    | 12,12 | 0 (0,00)    | 0,00  |
| Larva*              | 31 (2,42)   | 33,33 | 32 (3,28)   | 48,48 | 41 (3,07)   | 53,33 |
| Larva indeterminada | 4 (0,31)    | 9,09  | 7 (0,72)    | 18,18 | 21 (1,57)   | 20,00 |
| Sauria              | 3 (0,23)    | 9,09  | 1 (0,10)    | 3,03  | 0 (0,00)    | 0,00  |
| Não identificado    | 4 (0,31)    | 12,12 | 2 (0,21)    | 3,03  | 12 (0,90)   | 24,44 |
| Material Vegetal    |             |       |             |       |             |       |
| Flor                | —           | 6,06  | —           | 0,00  | —           | 2,22  |
| Sementes            | 10 (0,78)   | 18,18 | 0 (0,00)    | 0,00  | 1 (0,07)    | 2,22  |
| Folha               | —           | 12,12 | —           | 9,09  | —           | 11,11 |
| <b>Total</b>        | <b>1281</b> |       | <b>975</b>  |       | <b>1334</b> |       |

\* Categorias utilizadas nas análises (ver Material e Métodos para detalhes)

Tabela 2: Caracterização morfológica de machos, fêmeas e jovens de *Tropidurus hispidus* em uma área de Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA. Dados: média  $\pm$  desvio padrão e número de observações. Medidas em milímetros e gramas

| <b>Medida morfológica*</b> | <b>Machos</b>    |    | <b>Fêmeas</b>    |    | <b>Jovens</b>     |    |
|----------------------------|------------------|----|------------------|----|-------------------|----|
| CRC                        | 82,05 $\pm$ 4,94 | 35 | 71,61 $\pm$ 3,09 | 34 | 50,65 $\pm$ 12,11 | 45 |
| CC                         | 23,72 $\pm$ 1,65 | 35 | 19,44 $\pm$ 0,88 | 33 | 14,86 $\pm$ 3,28  | 42 |
| CM                         | 18,33 $\pm$ 1,54 | 35 | 15,32 $\pm$ 0,93 | 31 | 11,47 $\pm$ 2,40  | 44 |
| LC                         | 17,87 $\pm$ 1,45 | 30 | 14,62 $\pm$ 0,88 | 23 | 10,57 $\pm$ 2,50  | 34 |
| LM                         | 16,98 $\pm$ 1,29 | 32 | 13,95 $\pm$ 0,73 | 25 | 10,36 $\pm$ 2,57  | 36 |
| Peso                       | 22,75 $\pm$ 4,63 | 32 | 12,89 $\pm$ 1,75 | 31 | 5,98 $\pm$ 2,93   | 40 |

\* ver Material e Métodos

Tabela 3: Índice de Similaridade Proporcional de Schoener (1968),  $PS_{ij}$ , entre as dietas dos adultos *versus* jovens, e machos *versus* fêmeas de *Tropidurus hispidus* em uma área Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA. Os  $P$ -valores foram obtidos por meio de *bootstrap* não-paramétrico (10.000 simulações).  $n$ : número de observações

| Grupos                    | Transecto |      |         |           |      |         |
|---------------------------|-----------|------|---------|-----------|------|---------|
|                           | A         |      |         | B         |      |         |
|                           | $PS_{ij}$ | $P$  | $n$     | $PS_{ij}$ | $P$  | $n$     |
| Adultos <i>vs.</i> jovens | 0,80      | 0,57 | 37 / 25 | 0,37      | 0,61 | 29 / 20 |
| Machos <i>vs.</i> fêmeas  | 0,95      | 0,86 | 19 / 18 | 0,98      | 0,67 | 14 / 15 |

A sobreposição das dietas dos indivíduos em relação à dieta da população ( $PS_i$ ) apresentou uma grande variação em ambos os transectos (Figura 2). Os valores de  $IS$  nos dois transectos foram similares e significativos (Transecto A:  $IS = 0,60$ ;  $P < 0,0001$ ; Transecto B:  $IS = 0,61$ ;  $P < 0,0001$ ). Não foi observada nenhuma relação entre as medidas morfológicas e as similaridades nas dietas (Teste Mantel; Transecto A:  $r = 0,08$ ;  $P = 0,95$ ; Transecto B:  $r = 0,08$ ;  $P = 0,77$ ).

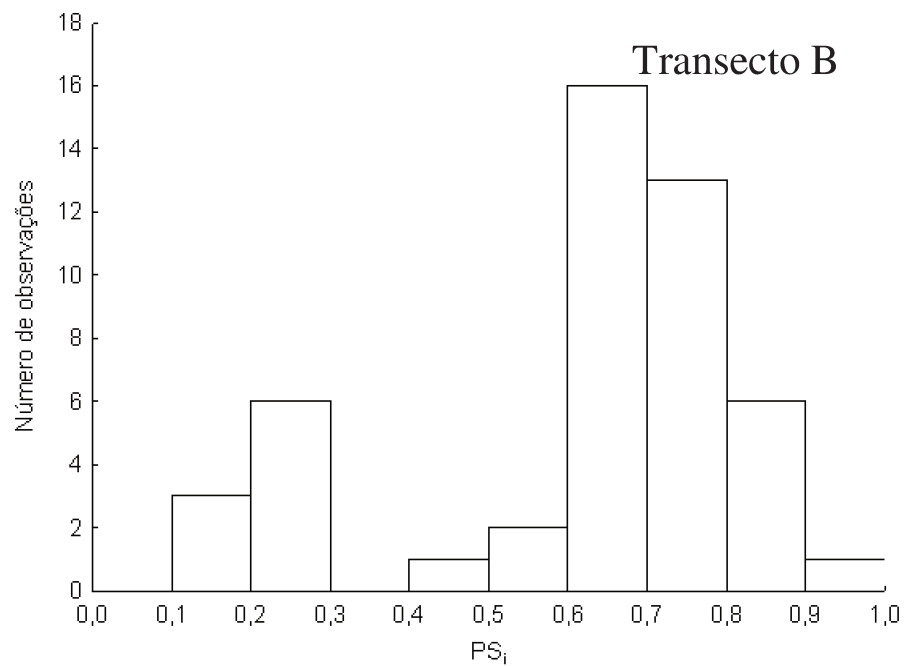
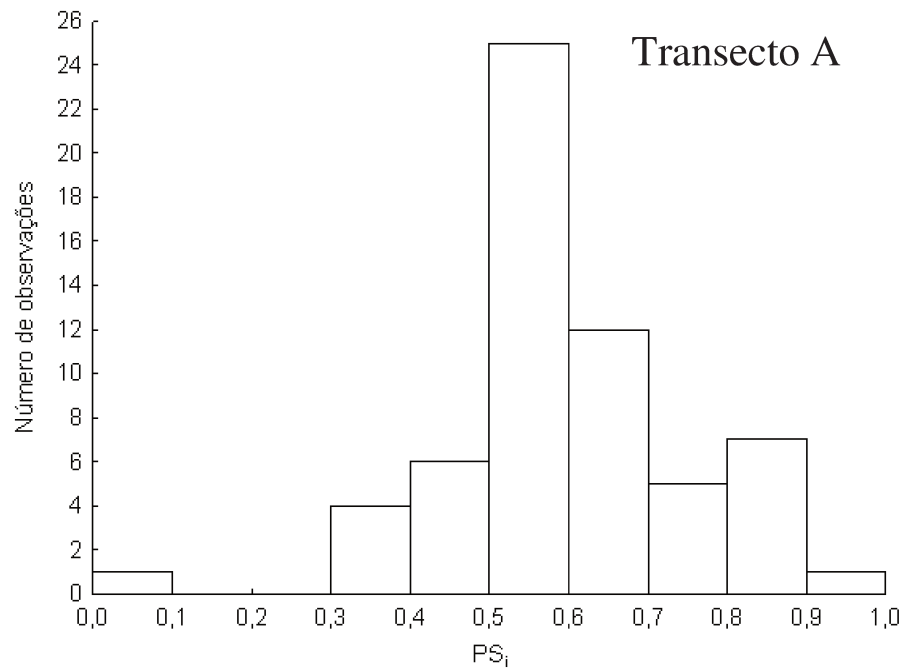


Figura 2: Distribuição dos valores de  $PS_i$  dos indivíduos de *Tropidurus hispidus* nos transectos A e B em uma área Restinga na Praia de Panaquatira, Município de São José de Ribamar, MA.

## 5. Discussão

A dieta analisada da população estudada de *Tropidurus hispidus* foi similar à dieta observada para esta espécie em populações da Caatinga, enclaves de Cerrado e afloramento rochoso (Vitt e Carvalho, 1995; Vitt *et al.*, 1996; Van Sluys *et al.*, 2004), sendo esta composta por 32 tipos de itens, principalmente formigas, cupins, besouros e larvas de lepidópteros. Devido ao grande número de tipos de presas na dieta de *T. hispidus*, esse lagarto é considerado generalista (Vitt e Carvalho, 1995; Vitt *et al.*, 1996; Van Sluys *et al.*, 2004). Da mesma forma, *Tropidurus torquatus* e *T. oreadicus*, que são filogeneticamente próxima a *T. hispidus* (Frost *et al.*, 2001), consomem muitos tipos de presas e por isso também são consideradas generalistas quanto a sua dieta (Araujo, 1991; Vitt, 1991; Teixeira e Giovanelli, 1999; Rocha e Bergallo, 1997; Faria e Araújo, 2004). Os principais tipos de presas consumidas por *T. hispidus*, *T. torquatus* e *T. oreadicus* estão entre os táxons mais diversas de insetos (Grimaldi e Engel, 2007) e são abundantes em vários ecossistemas tropicais (Wolda, 1978), o que pode ser um dos fatores que permitem a ampla distribuição destas espécies de lagartos.

O grande número e a alta frequência de formigas na dieta de *T. hispidus* na área estudada também foram observados em populações da Caatinga e de enclaves de Cerrado (Vitt e Caldwell, 1993; Vitt, 1995; Vitt e Carvalho, 1995), bem como em outras espécies do gênero (Rocha, 1989; Vitt, 1991; Perez-Mellado e Riva, 1993; Van Sluys, 1993; Cruz, 1998; Faria e Araujo, 2004; Rocha e Rodrigues, 2005; Carvalho *et al.*, 2007). O consumo de formigas parece ser um caráter plesiomórfico, dado que esta tendência ocorre desde a infraordem Iguania (Vitt e Pianka, 2007), mantendo-se dentro da família Tropiduridae, em que algumas espécies são especializadas no

consumo de formigas, como por exemplo, *Uracentron flaviceps* e *Plica umbra* (Vitt e Pianka, 2007).

O dimorfismo sexual marcante no tamanho do corpo e forma observado em *T. hispidus* é comum nas espécies de *Tropidurus* (Vitt e Goldberg, 1983; Colle *et al.*, 1992; Vitt, 1995; Teixeira e Giovanelli, 1999; Fialho *et al.*, 2000; Van Sluys *et al.*, 2002; Faria e Araújo, 2004; Pinto *et al.*, 2005). Contudo, nem todas apresentam diferenças nos tipos de presas consumidas entre os sexos (Van Sluys, 1993; Vitt *et al.*, 1996; Harvey e Gulberlet Jr, 1998; Teixeira e Giovanelli, 1999). Deste modo, a presença de dimorfismo sexual e a ausência de diferenças entre os sexos na dieta sugerem que o dimorfismo observado não é importante na redução da sobreposição do nicho trófico entre os indivíduos e, possivelmente, na redução da competição intra-específica na população estudada e em populações de outras espécies. É possível que nessas populações as diferenças sexuais sejam mantidas por pressões seletivas relacionadas a aspectos reprodutivos, o que precisa ser testado.

Em relação à idade, de forma similar a outras espécies de *Tropidurus*, a população estudada de *T. hispidus* não apresentou diferença no uso de recurso entre indivíduos adultos e juvenis (Cruz, 1998; Carvalho *et al.*, 2007). A mudança ontogenética na dieta das espécies de *Tropidurus* é em geral relacionada ao aumento da ingestão de material vegetal por indivíduos adultos (Zug *et al.*, 2001). Por exemplo, indivíduos adultos de *T. psammonastes* e *T. torquatus* consomem quase exclusivamente material vegetal, enquanto que os jovens consomem principalmente artrópodes (Rocha, 1989; Van Sluys, 1993; Fialho *et al.*, 2000; Lima e Rocha, 2006). O consumo de material vegetal na dieta da população estudada é pouco freqüente, o que é similar ao observado para população de *T. hispidus* de cerrado (Vitt e Carvalho, 1995) e de



afloramento rochoso (Vitt *et al.*, 1996), ambos em enclaves amazônicos. De modo contrário, em populações de afloramento rochoso de Minas Gerais (Van Sluys *et al.*, 2004) e da Caatinga (Vitt, 1995), o consumo de material vegetal compreende uma parte significativa na dieta dos adultos. Deste modo, a influência da ontogenia e do dimorfismo sexual no nicho trófico parece variar entre e dentro das espécies de *Tropidurus*.

Apesar da ausência de variação ontogenética ou entre os sexos, os resultados indicam a existência de variação interindividual na dieta da população estudada. Esta população, portanto, pode ser vista como uma população generalista formada por indivíduos relativamente especialistas. Os poucos estudos da influência da especialização individual no nicho trófico de lagartos, utilizando o comprimento das presas como característica de diferenciação da dieta, sugerem que a especialização individual não é importante na variação no nicho destas populações (Roughgarden, 1974; Lister, 1976a e b). No entanto, os estudos com anuros tropicais reforçam os dados observados da população de *T. hispidus*. Araújo *et al.* (2007a e b) encontrou evidência da especialização individual em quatro populações de anuros do Cerrado (*Ischnocnema penaxavantino*, *Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus* sp. e *Proceratophrys* sp.). Embora sejam filogeneticamente distantes de lagartos, estes anuros são semelhantes a *T. hispidus* em alguns aspectos da ecologia trófica, sendo considerados forrageadores sedentários e generalistas, alimentando-se de uma ampla variedade de presas.

A determinação da escala de tempo na qual a especialização individual persiste é importante, pois as implicações ecológicas diferem quando a variação é estocástica ou uma característica permanente dos indivíduos da população (Bolnick *et al.*, 2003). Os conteúdos estomacais são “fotografias”, ou amostras pontuais, da dieta individual e podem não

necessariamente refletir a preferência alimentar de longo prazo. Por exemplo, na perca-prateada, *Bidyanus bidyanus*, os indivíduos apresentam uma alta especialização alimentar durante um período curto, de duas a quatro semanas, após o qual mudam sua preferência alimentar em resposta à flutuação na abundância dos recursos (Warburton *et al.*, 1998). O método ideal para a determinação da consistência temporal da especialização individual é a repetida amostragem dos indivíduos a longo prazo (amostra longitudinal). No entanto, dadas as dificuldades e custos de realizar estudos de longo prazo, na maioria dos estudos que quantificam esse tipo de variação os indivíduos são amostrados uma única vez (amostras pontuais). Este tipo de amostragem não determina a consistência temporal e pode influenciar os resultados superestimando o grau de especialização individual da população (Warburton *et al.*, 1998).

Como cada indivíduo de *T. hispidus* da população estudada foi amostrado uma única vez, a dieta encontrada pode representar apenas um dos possíveis subconjuntos de tipos presas que podem estar disponíveis momentaneamente para o indivíduo. Portanto, os resultados aqui apresentados devem ser interpretados com cautela. No entanto, correlações entre os conteúdos estomacais e análises de isótopos estáveis em anuros e peixes demonstram que a dieta baseada no conteúdo estomacal de uma única amostragem pode ser representativa do comportamento a longo prazo (Araújo *et al.*, 2007a e b, Bolnick *et al.*, 2007), ou seja, o conteúdo encontrado no estômago pode representar o comportamento alimentar de um período de tempo maior e não apenas eventos fortuitos. Dessa forma, é possível que a variação observada no presente estudo resulte de diferenças nas preferências individuais e não seja um mero artefato de amostragem. O uso de abordagens complementares, como a quantificação de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio (Bolnick *et al.*, 2003, Araújo *et al.*, 2007a) poderá ajudar a esclarecer esta questão.

A variação no nicho trófico populacional, em muitos casos, está associada a diferenças morfológicas (Skúlason e Smith, 1996; Smith e Skúlason, 1997). Por exemplo, no tentilhão africano *Pyrenestes ostrinus*, a população apresenta dois morfotipos, bico grande e pequeno, que utilizam dois tipos de sementes que diferem quanto à dureza (Smith, 1990). Como não foi encontrada nenhuma relação entre a dieta e a morfologia para *T. hispidus*, os resultados indicam que fatores biomecânicos não estejam relacionados às diferenças individuais observadas no uso de recursos. Uma possível explicação para a ocorrência da especialização individual para esta população é a existência de “trade-offs” fisiológicos que podem ocorrer após a ingestão da presa. “Trade-offs” fisiológicos podem ocorrer quando a digestão de presas alternativas requer diferentes condições digestivas, enzimáticas ou mecanismos de desintoxicação (Burrows e Hughes, 1991). Os itens mais consumidos por *T. hispidus*, formigas, besouros e cupins, produzem uma variedade de substâncias químicas tóxicas, como alcalóides (Caldwell, 1996; Pianka e Vitt, 2006), que podem impor um alto custo para desintoxicação, resultando em “trade-offs” e gerar preferências alimentares individuais.

Outra fonte de variação é a ocorrência de diferentes comportamentos de forrageio por indivíduos da mesma população. No tentilhão da ilha de Cocos, na Costa Rica, *Pinaroloxias inornata*, indivíduos morfológicamente iguais apresentam variação no uso de recurso apenas por diferenças no comportamento de forrageio (Werner e Sherry, 1987). No clado Sauria, o comportamento de forrageamento é geralmente tratado como fixo, sendo filogeneticamente estável (McLaughlin, 1989), e cada espécie utilizando apenas um dos modos, ativo ou sedentário (Pianka, 1986). Embora ocorra um maior componente filogenético (Pianka e Vitt, 2006), algumas espécies apresentam variação no modo de forrageamento não só entre grupos de idades ou sexos. Por exemplo, indivíduos de *Platysaurus broadley*, um lagarto africano onívoro, embora

classificado como um típico forrageador sedentário, apresenta variação intrapopulacional no modo de forrageamento, com indivíduos exibindo comportamento típico de forrageador ativo (Cooper *et al.*, 1997). Variação no comportamento de forrageamento também foi observada em *T. torquatus*, o qual se movimenta ativamente entre flores na busca de abelhas, ao passo que utiliza a estratégia sedentária para predação de formigas e cupins (Teixeira e Giovanelli, 1999). É pouco conhecido se o comportamento de forrageamento em lagartos é moldado por cópia do comportamento co-específico, transmissão cultural durante o forrageamento (aprendizagem), ou geneticamente determinado (Whiting, 2007). Desta maneira, indivíduos da mesma população que utilizam modos distintos de forrageamento possivelmente utilizarão um conjunto de presas diferentes.

As evidências obtidas nesse estudo sugerem que a variação no nicho trófico da população de *T. hispidus*, durante a estação chuvosa observada, é ocasionada pelo uso individual de diferentes tipos de recursos. Este é o primeiro registro da ocorrência de especialização individual em lagartos tropicais com base nos táxons dos recursos e reforça a percepção de que esse fenômeno é presente em comunidades tropicais de alta diversidade (Araújo *et al.*, 2007a e b; Araújo e Gonzaga *et al.*, 2007; Martins *et al.*, 2008), contrariando o padrão estabelecido na literatura relacionando a ocorrência da especialização individual a comunidades temperadas depauperadas. Observações a longo prazo dos indivíduos da população ou o uso de isótopos estáveis podem ajudar a corroborar os dados observados. A incidência da especialização individual em vários clados não relacionados e a sua importância nos processos ecológicos e evolutivos (Bolnick, *et al.*, 2003) tornam esse fenômeno altamente relevante no estudo das populações naturais e deve ser mais comum do que se imagina.

### Literatura Citada:

- Araújo, A. F. B. 1991. Structure of a white sand-dune lizard community of coastal Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 51: 857-865.
- Araújo, M. S.; Bolnick, D. I. ; Machado, G. ; Giaretta, A. A. ; Reis, S. F. 2007a. Using  $\delta^{13}\text{C}$  stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, 152: 643-654.
- Araújo, M. S.; Reis, S. F.; Machado, G.; Giaretta, A. A.; e Bolnick, D. I. 2007b. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian savannah. *Copeia*, 2007(4): 855-865.
- Araújo M. S.; e Gonzaga; M. O. 2007. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 1855-1864.
- Avila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen, Leiden*, 299: 1-707.
- Avila-Pires, T. C. S.; Hoogmoed, M. S.; e Vitt, L. J. 2007. *Herpetofauna da Amazônia*. Pag: 13-43 In: Nascimento L. B. E Oliveira, M. E. (Ed.). *Herpetologia no Brasil II*. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte.
- Bernays, E. A.; e Funk, D. J. 1999. Specialists make faster decisions than generalists: experiments with aphids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266: 151-156.

- Bolnick, D. I. 2004. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks. *Evolution*, 58: 608-618.
- Bolnick, D. I.; Yang, L. H.; Fordyce, J. A.; Davis, J. M.; e Svabäck, R. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83: 2936-2941.
- Bolnick, D. I.; Svabäck, R.; Fordyce, J. A.; Yang, L. H.; Davis, J. M.; Hulsey, C. D.; e Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161: 1-28.
- Bolnick, D. I.; Svanbäck, R.; Araújo, M. S.; e Persson, L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 10075-10079.
- Bonine, K. E. 2007. *Physiological correlates of lizard foraging mode*. Pag: 94-119. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles; D. B. (Eds.). *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode*. Cambridge University Press.
- Brown, T. K. e Nagy, K. A. 2007. *Lizard energetics and the sit-and-wait vs. wide-foraging paradigm*. Pag: 120-140. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles; D. B. (Eds.). *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode*. Cambridge University Press.
- Burrows, M. T. e Hughes, R. N. 1991. Variation in foraging behavior among individuals and populations of dog whelks, *Nucella lapillus*: natural constraints on energy intake. *Journal of Animal Ecology*, 60: 497-514.
- Caldwell, J. P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, 240: 75-101.

- Carvalho, A. L. G.; Silva, H. R.; Araújo, A. F. B.; Alves-Silva, R.; e Silva-Leite, R. R. 2007. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropiduridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia Island, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24: 222-227.
- Colli, G. R.; Araújo, A. F. B.; Silveira, R.; e Roma, F. 1992. Niche partitioning and morphology of two syntopic *Tropidurus* (Sauria: Tropiduridae) in Mato Grosso, Brazil. *Journal of Herpetology*, 26: 66-69.
- Cooper W. E. Jr; Whiting, M. J; e van Wyk, J. H. 1997. Foraging modes of cordyliform lizards. *South African Journal of Zoology*, 32: 9-13.
- Cruz, F. B. 1998. Natural history of *Tropidurus spinulosus* (Squamata: Tropiduridae) from the dry Chaco of Salta, Argentina. *Herpetological Journal*, 8: 107-110.
- Dalerum, F. e Angerbjörn, A. 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, 144: 647-658.
- Darwin, C. 1871. The Descent of man, and Selection in Relation to Sex. Jonh Murray. London.
- Dieckmann, U. e Doebeli, M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400: 354-357.
- Durrett, R. e Levin, S. A. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46: 363-394.

- Faria, R. G. e Araújo, A. F. B. 2004. Sintopy of the two *Tropidurus* lizard species (Squamata: Tropiduridae) in a rocky Cerrado habitat in central Brazil. *Brazilian Journal Biology*, 64: 775-786.
- Fialho, R. F.; Rocha, C. F. D.; e Vrcibradic, D. 2000. Feeding ecology of *Tropidurus*: ontogenetic shift in plant consumption and seasonal trends in diet. *Journal of Herpetological*, 34: 325-330.
- Frost, D. R.; Rodrigues, M. T.; Grant, T.; e Titus, T. A. 2001. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): Direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21: 352-371.
- Fry, B.; Joern, A.; e Parker, P. L. 1978. Grasshopper food web analysis: use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, 59: 498-506.
- Greeff, J. M. e Whiting, M. J. 1999. Dispersal of namaqua fig seeds by the lizard *Platysaurus broadleyi* (Sauria: Cordylidae). *Journal of Herpetology*, 33: 328-330.
- Grimali, D. e Engel, M. S. 2007. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press.
- Gu, B.; Schelske, C. L.; e Hoyer, M. V. 1997. Intrapopulation feeding diversity in blue tilapia: evidence from stable-isotope analyses. *Ecology*, 78: 2263-2266.
- Harvey, M. B. e Gulberlet Jr, R. L. 1998. Lizards of the genus *Tropidurus* (Iguania: Tropiduridae) from the Serrania de Huanchaca, Bolívia: new species, natural history, and a key to the genus. *Herpetologica*, 54: 493-520.



- Herrel, A.; Van Damme, R.; e De Vree, F. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 13:289-297.
- Herrel, A.; Van Damme, R.; Vanhooydonck, B.; e De Vree, F. 2001. The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal Zoology*, 79:662-670.
- Huey, R. B. e Pianka, E. R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62(4): 991-999.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology 22: 415-427
- Lewis, A. C. 1986. Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science*, 232: 863-865.
- Lima, A. F. B. e Rocha, P. L. B. 2006. Ontogenetic changes in plant consumption by *Tropidurus psammonastes*, Rodrigues, Kasahara & Yonenaga-Yassuda, 1988 (Tropiduridae), a lizard endemic to the dunes of the São Francisco river, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 8: 67-75
- Lister, B. C. 1976a. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* Lizards I: ecological consequences of reduced competition. *Evolution*, 30:659-676.
- Lister, B. C. 1976b. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* Lizards II: evolutionary components. *Evolution*, 30: 677-692.

- Lomnicki, A. 1992. Population ecology from the individual perspective. Pag: 3-17. *In*: DeAngelis, D. L. e Gross, L. J. (Eds.). Individual-based models and approaches in ecology. Routledge, Chapman & Hall, Inc, New York.
- Kohda, M. 1994. Individual specialized foraging repertoires in the piscivorous cichlids fish *Lepidolamprologus profundicola*. *Animal Behaviour*, 48: 1123-1131.
- Korschgen, J. L. 1987. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios. Pag: 119-134. *In*: Tarrés, R. R. (Ed.). Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. Bethesda: The Wildlife Society.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Chapman & Hall, New York.
- MacArthur, R. H. e Pianka, E. R. 1966. On the optimal use of a patchy habitat. *American Naturalist*, 100: 603-609.
- Magnusson, G. E.; De Paiva, L. J.; Rocha, R. M.; Franke, C. R.; Kasper, L. A.; e Lima, A. P. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. *Herpetologica*, 41: 324-332.
- Magnusson, G. E.; Lima, A. P.; Silva, W. A.; e Araújo, M. C. 2003. Use of geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. *Copeia*, 2003(1): 13-19.
- Martins, E. G.; Araújo, M. S.; Bonato, V.; e Reis, S. F. 2008. Sex and season affect individual-level diet variation in the neotropical marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica*, 40:132-135.

- McBrayer, L. D. e Corbin C. E. 2007. *Patterns of head shape variation in lizards: morphological correlates of foraging modes*. Pag: 271-301. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles; D. B. (Eds.). *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode*. Cambridge University Press.
- McLaughlin, R. L. 1989. Search modes of birds and lizards: evidence for alternative movement pattern. *American Naturalist*, 133: 654-670.
- Metzger; K. A.; e Herrel, A. 2005. Correlations between lizard cranial shape and diet: a quantitative, phylogenetically informed analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 433-466.
- Meyer e Herrel, 2005
- Miles, D. B.; Losos, J. B.; e Irschick, D. J. 2007. *Morphology, performance, and foraging modes*. Pag: 49-93. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles; D. B. (Eds.). *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode*, Cambridge University Press.
- Parker, W. S. e Pianka, E. R. 1975. Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia*, 1975(4): 615-632.
- Perez-Mellado, V. e De La Riva, I. 1993. Sexual size dimorphism and ecology: The case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). *Copeia*, 1993(4): 969-976.
- Perry, G. 1999. The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. *American Naturalist*, 153: 98-109.

- Perry, G. 2007. *Movement patterns in lizards: measurement, modality, and behavioral correlates*.  
Pag: 14-48. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles, D. B. (Eds.). *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode*. Cambridge University Press.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pianka, E. R. 1975. *Niche relations of desert lizards*. Pag: 292-314. In: M. Cody e J.M. Diamond (Eds). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press. Cambridge.
- Pianka, E. R. 1994. *Evolutionary ecology*. Harper Collins College Publishers. New York.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards: Analysis of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press.
- Pianka, E. R. e Parker, W. S. 1972. Ecology of the iguanid lizard *Callisaurus draconoides*. *Copeia*, 1972(3): 493-508.
- Pianka, E. R. e Parker, W. S. 1975. Ecology of horned lizard: A review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 1975(1): 141-162.
- Pianka, E. R. e Vitt, L. J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press. Berkeley.
- Pinto, A. C. S.; Wiederhecker, H. C.; e Colli, G. R. 2005. Sexual dimorphism in the neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia*, 26(2005): 127-137.

- Polis, G. A. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *American Naturalist*, 123: 541-564.
- Pulliam, H. R. 1974. On the theory of optimal diets. *American Naturalist*, 108: 59-74.
- Robinson, B. W. 2000. Trade offs in habitat-specific foraging efficiency and the nascent adaptive divergence of sticklebacks in lake. *Behaviour*, 137: 865-888.
- Rocha, C. F. D. 1989. Composição do habitat e uso do espaço por *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de Restinga. *Revista Brasileira de Biologia*, 51: 839-846.
- Rocha, C. F. D. e Bergallo, H. G. 1997. Thermal biology and flight distance of *Tropidurus oreadicus* (Sauria, Iguanidae) in an area of Amazonian Brazil. *Ethology, Ecology & Evolution*, 2: 263-268.
- Rocha, P. L. B. e Rodrigues, M. T. 2005. Electivities and resource use by an assemblage of lizards endemic to the dunes of the São Francisco river, northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45: 261-284.
- Rodrigues, M. T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, 31: 105-230.
- Rodrigues, M. T. 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). Pag: 305-315. In: Heyer, W. R. e Vanzolini, P. E. (Eds). Proceeding of a workshop on neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciência, Rio de Janeiro.
- Roughgarden, J. 1972. Evolution of niche width. *American Naturalist*, 106: 683-718.

- Roughgarden, J. 1974. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard population. *American Naturalist*, 108: 429-442.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704-726.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 11: 309-404
- Schoener, T. W. 1986. *Resource Partitioning*. Pag: 91-126. In: Kikkawa, J. e Anderson D. J. (Eds.). *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific, Boston.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 64 :419-460.
- Sih, A. e Christensen, B. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*, 61:379-390.
- Skúlason, S. e Smith, T. B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 366-370.
- Smith, T. B. e Skúlason, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 111-133.
- Smith, T. B. 1990. Resource use by bill morphs of an African finch: evidence for intraspecific competition. *Ecology*, 71: 1246-1257.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. New York.

- Taper, M. L. e Case, T. J. 1985. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology*, 66: 355-371.
- Teixeira, R. L. e Giovanelli, M. 1999. Ecologia de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) da restinga de Guriri, São Mateus, ES. *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 11-18.
- Temeles, E. J.; Pan, I. L.; Brennam, J. L.; e Horwitt, J. N. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science*, 289: 441-443.
- Tieszen, L. L.; Boutton, T. W.; Tesdahl, K. G.; e Slade, N. A. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia*, 57: 32-37.
- Tilman, D. e Kareiva, P. 1997. *Spatial Ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1985:1-25.
- Van der Post, D. J. e Hogeweg, P. 2006. Resource distributions and diet development by trial-and-error learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 65-80.
- Vanhooydonck, B.; Herrel, A.; e Van Damme, R. 2007. *Interactions between habitat use, behavior and the trophic niche of lacertid lizards*. Pag: 427-449. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles, D. B. (Eds.). *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode*. Cambridge University Press.
- Van Sluys, M. 1993. Food habits of the lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 27: 347-351.

- Van Sluys, M.; Mendes, H. M. A.; Assis, V. B.; e Kiefer, M. C. 2002. Reproduction of *Tropidurus montanus* Rodrigues, 1987 (Tropiduridae), a lizard from a seasonal habitat of Southeastern Brazil, and a comparison with other *Tropidurus* species. *Herpetological Journal*, 12: 89-97.
- Van Sluys, M.; Rocha, C. F. D.; Vrcibradic, D.; Galdino, C. A. B.; e Fontes, A. F. 2004. Diet, activity, and microhabitat use of the two syntopic *Tropidurus* species (Lacertidae: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology*, 38: 606-611.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99: 377-390.
- Vitt, L. J. 1990. The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 36: 107-123.
- Vitt, L. J. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology*, 25: 79-90.
- Vitt, L. J. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers, Oklahoma Museum of Natural History*, 1:1-29.
- Vitt, L. J. e Caldwell, J. P. 1993. Ecological observations on Cerrado lizards in Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 27: 46-52.
- Vitt, L. J. e Carvalho, C. M. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of Northern Brazil. *Copeia*, 1995(2): 305-329.



- Vitt, L. J. e Goldberg, S. R. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* e *Platynotus semiteniatus*. *Copeia*, 1983(1): 131-141.
- Vitt, L. J. e Pianka, E. R. 2007. *Feeding ecology in the natural world*. Pag: 141-172. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles; D. B. (Eds.). Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode. Cambridge University Press.
- Vitt, L. J. e Zani, P. A. 1998. Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional Forest in the northern Amazon of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 63-86.
- Vitt, L. J.; Zani, P. A.; e Caldwell, J. P. 1996. Behavioural ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazônia. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 81-101.
- Warburton, K.; Retif, S.; e Hume, D. 1998. Generalists as sequential specialist: diets and prey switching in juvenile silver perch. *Environmental Biology of Fishes*, 51: 445-454.
- Werner, E. A. e Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 393-425.
- Werner, E. E.; Mittelbach, G. G.; e Hall, D. J. 1981. The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology*, 62: 116-125.
- Werner, T. K. e Sherry, T. W. 1987. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin’s Finch” of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 84: 5506-5510.
- Whiting, M. J. 2007. Foraging mode in the African cordylids and plasticity of foraging behavior in *Platysaurus broadleyi*. Pag: 405-426. In: Reilly, S. M.; McBrayer, L. D.; e Miles; D. B.

(Eds.). *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging mode*. Cambridge University Press.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuation in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47: 369-381.

Zug, G. R.; Vitt, L. J.; e Caldwell, J. P. 2001. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 2<sup>a</sup>. Edição. Academic Press.