

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Carlos Frederico Duarte
do Rocha
e aprovada pela Comissão Julgadora



02.10.92
assimatura

**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE LIOLAMUS LUTZAE (SAURIA:
TROPIDURIDAE) EM UMA ÁREA DE RESTINGA
DO SUDESTE DO BRASIL**

Carlos Frederico Duarte da Rocha

Orientador: Dr. Augusto S. Abe

afineza

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas como
parte dos requisitos para a obtenção
do título de Doutor em Biologia
(Ecologia).

Campinas - SP

1992

R582e

18189/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

1

" Abandonar a intensa obtenção de teoria ecológica meramente porque nossos problemas imediatos requerem a aplicação do conhecimento, seria um grave erro de curta visão. A experiência tem mostrado que as soluções para os problemas são normalmente extraídas ou baseadas no conhecimento originalmente adquirido em estudos que não tinham uma aplicação óbvia ".

Robert Ricklefs

À Nena querida,
mulher, amiga e companheira
que a vida pôs em meu caminho.

INDICE

Prólogo	1
Capítulo 1. Dinâmica populacional e área de vida de <u>Liolaemus</u> <u>lutzae</u> (Sauria: Tropiduridae) na Restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro	
Resumo	9
Introdução	11
Material e Métodos	13
Área de estudo	13
Métodos de coleta	14
Resultados	18
Dinâmica populacional	18
Área de vida	20
Discussão	21
Dinâmica populacional	21
Área de vida	26
Agradecimentos	30
Literatura Citada	31
Legenda das Figuras	39
Capítulo 2. Ecologia termal de <u>Liolaemus</u> <u>lutzae</u> (Sauria: Tropiduridae) na Restinga de Barra de Maricá, R.J	
Resumo	50
Introdução	51
Material e Métodos	54
Resultados	55
Discussão	57

Agradecimentos	64
Literatura Citada	65
Legenda das Figuras	70

Capitulo 3. Grau de herbivoria e variação ontogenética e sazonal na dieta do lagarto Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae)

Resumo	80
Introdução	81
Material e Métodos	83
Resultados	87
Discussão	90
Variação sazonal na dieta	90
Variação ontogenética na dieta e	
grau de herbivoria	93
Seletividade no consumo de plantas	98
Canibalismo	102
Agradecimentos	103
Literatura Citada	104
Legenda das Figuras	118

Capitulo 4. O efeito da pluviosidade e do grau de herbivoria de Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) na comunidade de helmintos associados ao tubo digestivo

Resumo	123
Introdução	124
Material e Métodos	125
Resultados e Discussão	127
Agradecimentos	131

Literatura Citada	132
Legenda das Figuras	137
 Capítulo 5. Os mecanismos de defesa em um lagarto (<u>Liolaemus</u> <u>lutzae</u>) do sudeste do Brasil	
Resumo	141
Introdução	142
Material e Métodos	143
Area de estudo	143
Métodos	144
Resultados e Discussão	145
Predadores	145
Estratégias de defesa de <u>Liolaemus lutzae</u>	146
Mecanismos de defesa primária	147
Mecanismos de defesa secundária	149
Conclusões	155
Agradecimentos	156
Literatura Citada	157
Legenda das Figuras	164
 Epílogo	 174

PROLOGO

O endemismo de Liolaemus lutzae (fig 1) torna este lagarto uma das espécies animais mais características do Estado do Rio de Janeiro. Este pequeno tropidurídeo é endêmico das áreas de dunas e praias de restinga, seu habitat característico (Fig 2), sendo encontrado apenas ao longo de 200 km da costa do Estado, entre a Restinga da Marambaia ao sul, e as praias de Cabo Frio, ao norte (Vanzolini & Ab'Saber, 1968; Rocha, 1986; 1992) (Fig 3).

Em Barra de Maricá, uma restinga localizada a aproximadamente 38 km a leste da cidade do Rio de Janeiro (Fig 3), ocorrem nove espécies de lagartos mas, L. lutzae é a única que vive no habitat de praia. O mesmo ocorre em todos os habitats de praia do Estado em que L. lutzae é encontrado. Esta exclusividade no habitat de praia pode resultar das características deste ambiente, que podem restringir o sucesso na ocupação para muitas espécies de répteis.

A restinga da Barra de Maricá é uma área situada em região tropical, com acentuada sazonalidade na pluviosidade, resultando em uma estação de chuvas no verão (dezembro a março) e uma estação seca no inverno (junho a setembro). Em ambientes marcados por sazonalidade na precipitação, em geral, ocorrem marcadas variações na abundância de artrópodos ou na produtividade em geral (Pipkin, 1965; Ballinger & Ballinger, 1979; Janzen & Schoener, 1968). Essas variações na umidade ambiental e, conseqüentemente, nos recursos disponíveis pode

influenciar as populações de lagartos vivendo nessas áreas, fazendo-as mudar em número e densidade como resposta às variações do ambiente (Dunham, 1983). A sazonalidade em Barra de Maricá, portanto, provavelmente influi nos parâmetros populacionais de L. lutzae (veja Capítulo 1).

O habitat de praia é uma área com baixa produtividade em termos de artrópodos (veja Capítulo 3), que constituem o principal recurso alimentar para muitas espécies de lagartos, especialmente as de pequeno tamanho. Isto pode exigir que para uma espécie de lagarto ocupar o habitat de praia, ela tenha de explorar fonte alternativa e/ou outras fontes disponíveis de alimento tais como as plantas. Contudo, o consumo de plantas por lagartos encontra restrições fisiológicas, devido principalmente à difícil digestão da celulose e resulta em necessidades térmicas adicionais (Pough, 1973).

Um ambiente tropical aberto, de substrato arenoso e com cobertura vegetal rala, recebendo considerável grau de insolação, resulta em temperaturas ambientais elevadas durante grande parte do dia (veja Capítulo 2), que podem ser letais para répteis. Isto requer a utilização seletiva das fontes de calor ambiental para a regulação da temperatura corpórea. Assim, as necessidades térmicas de L. lutzae provavelmente interagem com sua estratégia alimentar, influenciando o grau de herbivoria da espécie. Por outro lado, a taxa de consumo de plantas por um lagarto pode por sua vez influenciar a riqueza de espécies e a abundância de nematódeos endoparasitas do seu tubo digestivo, que necessitam de artrópodos como hospedeiros intermediários (veja capítulo 4).

Muitos predadores possuem sua eficiência de caça

aumentada em áreas abertas. Por consequência estas áreas possuem elevado risco de predação, requerendo mecanismos apropriados de escape a predadores e coloração vantajosa nesse tipo de habitat (veja Capítulo 5).

Na presente tese, ao longo de 5 capítulos estudo diferentes aspectos da ecologia e do comportamento da Lagartixa-da-areia Liolaemus lutzae os quais se influenciam mutuamente e em parte auxiliam a explicar porque esta seria a única espécie de lagarto a ocupar com sucesso o habitat de dunas e praias de restinga do Rio de Janeiro.

LITERATURA CITADA

- Ballinger, R. E. & Ballinger, R.A. 1979. Food resource utilization during periods of low and high food availability in Sceloporus jarrovi (Sauria: Iguanidae). Southwest. Nat. 24: 347-363.
- Dunham, A.E., 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. em: Lizard Ecology, studies on a model organism (R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener, eds.), pp 261-280, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Janzen, D.H. & Schoener, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. Ecology 49: 96-110.

- Pipkin, S.B., 1965. The influence of adult and larval food habits on population size of neotropical ground-feeding Drosophila. Amer. Midl. Natur. 74: 1-27.
- Pough, H. 1973. Lizard energetics and diet. Ecology 54: 837-844.
- Rocha, C.F.D. 1986. Distribuição geográfica de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae): um lagarto endêmico do Estado do Rio de Janeiro. Bol. F.B.C.N. 21 (1):163-167.
- Rocha, C.F.D. 1992. Population decrease: the case of Liolaemus lutzae, an endemic lizard of Southeastern Brasil. Ciencia e Cultura 44 (1) 52-54.
- Vanzolini, P.E. & Ab'Saber, A. 1968. Divergence rate in South American lizards of the genus Liolaemus (Sauria: Iguanidae). Pap. Avuls. Zool. (São Paulo) 21: 205-208.

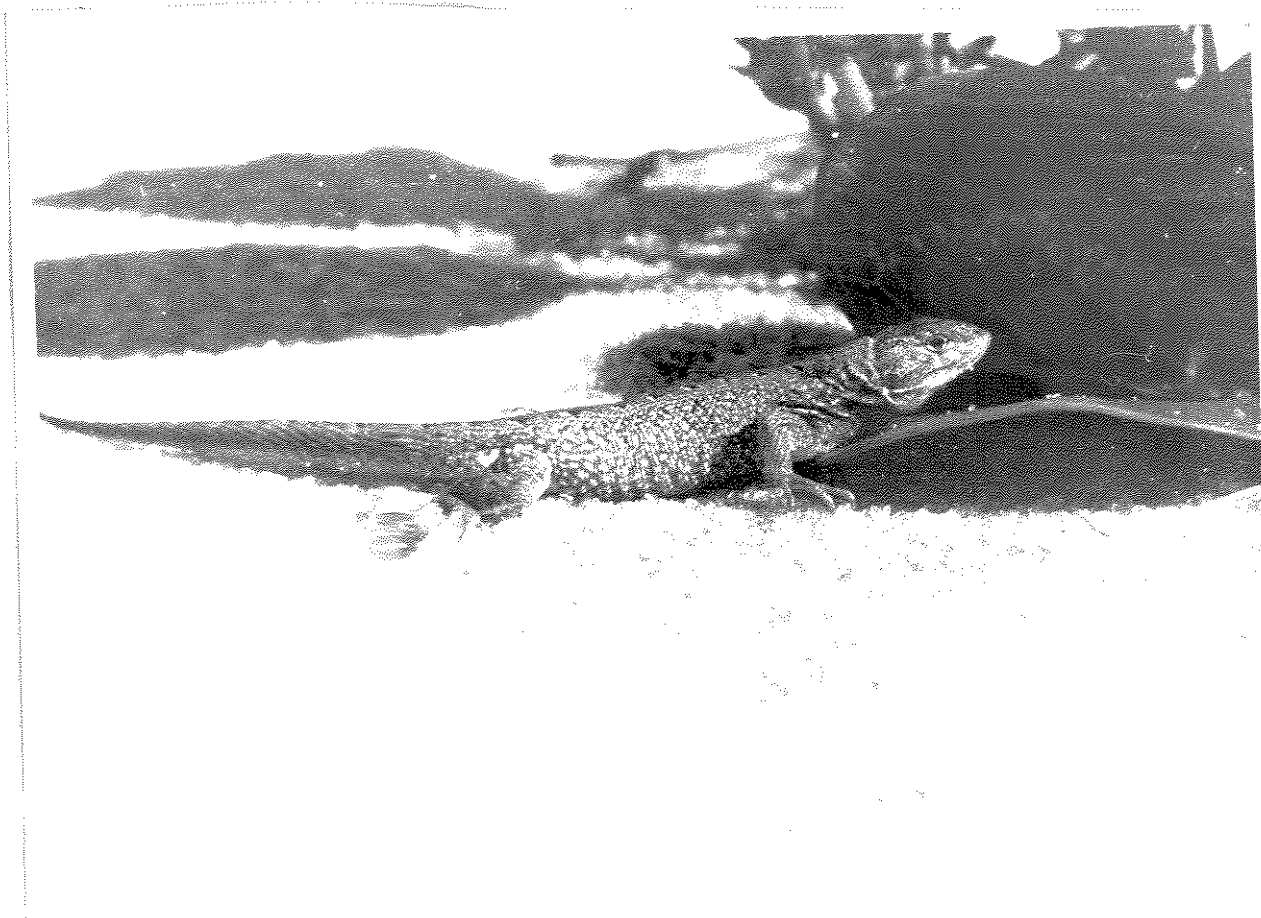


Figura 1 - Liolaemus lutzae Mertens, 1938, lagarto endêmico das áreas de dunas e praias de Restinga do Estado do Rio de Janeiro, Sudeste, Brasil. Na foto, um macho adulto de aproximadamente 70 mm de CRA.



Figura 2 - Area de praia da Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro, habitat característico de Liolaemus lutzae.

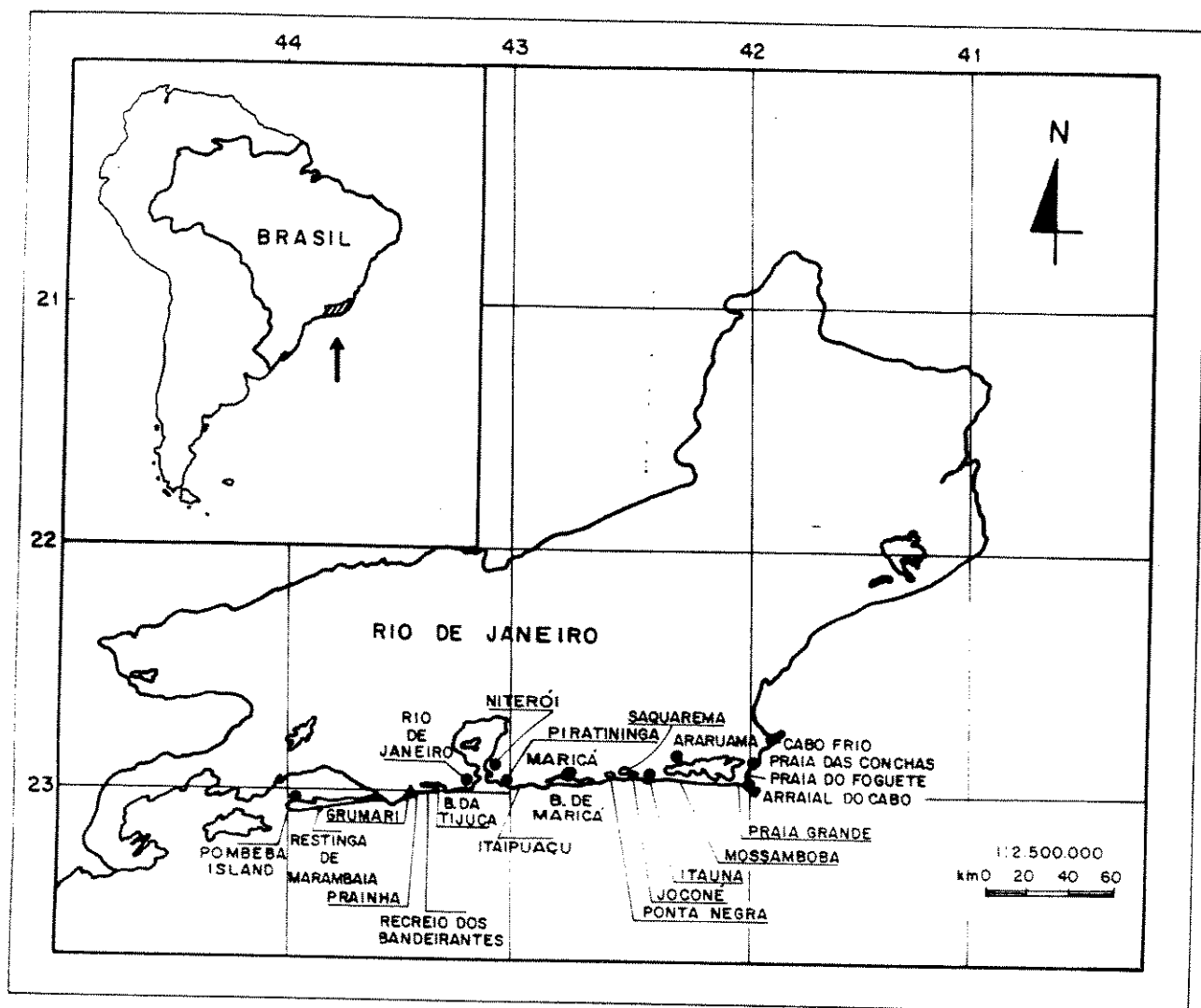


Figura 3 - Distribuição geográfica de *Liolaemus lutzae* no Estado do Rio de Janeiro. Figura adaptada de Rocha (1992).

CAPÍTULO 1

Dinâmica populacional e área de vida de Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) na Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro

Carlos Frederico Duarte da Rocha

Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, CP 6109, 13081, Campinas, São Paulo, Brasil.

Título abreviado: Dinâmica populacional e área de vida de lagarto

Palavras-chave: Réptil, lagarto, territorialidade, biomassa, nível trófico, habitat de praia, restinga.

RESUMO

A dinâmica populacional do lagarto Liolaemus lutzae foi estudada com uso de marcação e recaptura, por 18 meses no habitat de praia da restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. A estrutura da população do lagarto varia consideravelmente de acordo com o período do ano, acompanhando o padrão sazonal de reprodução, precipitação e abundância de recursos. O período de recrutamento estende-se de janeiro a maio e apenas 16,8 % dos jovens nascidos em uma estação reprodutiva sobrevivem um ano. A sobrevivência entre adultos após a estação reprodutiva é de 3,8 % o que resulta em elevada taxa de recomposição anual da população. A razão sexual não diferiu de 1:1, tanto entre jovens (0,51:0,49) quanto entre adultos (0,47:0,53). A densidade populacional ($x = 76,4 \pm 23,5$ indivíduos/ha) variou acentuadamente ao longo do ano, sendo maior no verão nos dois anos de estudo (114 e 111 indivíduos/ha), quando ocorre o recrutamento, e mais baixa no período que antecede o recrutamento (41,4 indivíduos/ha). A biomassa média total de lagartos para o habitat de praia foi de $282,7 \pm 62,1$ g/ha e manteve-se próximo desse valor ao longo do ano, com exceção do período próximo ao final da estação reprodutiva, quando a elevada mortalidade de adultos reduz acentuadamente a biomassa total de lagartos. Entre os adultos, o tamanho médio da área de vida dos machos ($59,8 \pm 33,7 \text{ m}^2$) foi superior à das fêmeas ($22,3 \pm 16,1 \text{ m}^2$). A área de vida dos jovens não diferiu significativamente daquela das fêmeas, mas foi inferior à dos machos adultos. Provavelmente este padrão resulta das diferenças

em tamanho corporal dos segmentos da população, das diferenças tróficas (níveis de carnivoria e herbivoria) à dispersão de jovens após o nascimento. A baixa sobreposição na área de vida de machos adultos (3,6 %) pode indicar exclusão mútua, ao passo que a baixa sobreposição entre as áreas das fêmeas (3,9 %) pode refletir o menor tamanho da área de vida e o comportamento residente.

INTRODUÇÃO

O estudo da ecologia de populações de lagartos foi iniciado com os trabalhos de Blair (1960) e o de Tinkle (1967) e desde então numerosas contribuições têm sido realizadas nesta área. A medida que aumentam as informações sobre a ecologia populacional de lagartos torna-se cada vez mais clara a importância do conhecimento dos parâmetros que permitam compreender como as populações destes organismos se mantêm como um sistema contínuo no tempo (Schoener, 1983).

Muitas características populacionais e da história de vida de lagartos podem variar entre espécies de zonas tropicais e temperadas (Tinkle, 1969; Tinkle et al, 1970) ou entre espécies de ambientes úmidos e os relativamente mais secos ou áridos (veja revisão em Dunham et al., 1988). Assim, populações de lagartos vivendo em áreas áridas ou semi-áridas, com marcada sazonalidade na precipitação, tendem a apresentar considerável variação em numerosos atributos populacionais e da história de vida, como o tamanho e densidade populacional, crescimento, mortalidade, distribuição de idades e tamanho e frequência de ninhadas (Dunham, 1981). Grande parte das variações nessas características ocorre em resposta a flutuações temporais na abundância de recursos que em muitos casos refletem as variações temporais na pluviosidade (Vinegar, 1972; Martin, 1973; 1977; Ballinger, 1977; Smith, 1977; Dunham, 1978; 1981; 1983).

A Restinga da Barra de Maricá é uma área tropical com acentuada sazonalidade na pluviosidade (Nimer, 1972; 1979; Rocha, 1992) (Figura 1), que resulta em marcada variação sazonal dos

recursos alimentares (Capítulo 3). Entre as oito espécies de lagartos que habitam essa restinga (Araújo, 1984), uma (Liolaemus lutzae) é endêmica das áreas de praia de restinga do Estado do Rio de Janeiro (Vanzolini & Ab' Saber, 1968; Rocha 1985; 1986). Liolaemus lutzae é um lagarto tropidurídeo de tamanho relativamente pequeno (51 - 80 mm de comprimento rostro-anal - CRA quando adulto) (Rocha, 1992) e, nas restingas em que ocorre, é a única espécie de lagarto que vive no habitat de praia (Araújo, 1984; Rocha, 1988). Desse modo, esta espécie constitui excelente modelo para se obter a biomassa total de lagartos em um habitat, já que é a única espécie ocorrendo. Em estudo recente, Rocha (1992) estudou o ciclo reprodutivo de uma população de L. lutzae na Restinga da Barra de Maricá e mostrou que esta espécie se reproduz sazonalmente na área e que o padrão de reprodução refletia a sazonalidade na pluviosidade. Assim, seria esperado que os padrões de flutuação sazonal de recursos e de reprodução resultem em variações em parâmetros populacionais de L. lutzae ao longo do ano.

Alguns estudos têm mostrado que o tamanho da área de vida em lagartos é fortemente influenciado pelo tamanho do animal (Turner et al., 1969; Christian e Waldschmidt, 1984). Os machos e fêmeas de Liolaemus lutzae possuem marcado dimorfismo sexual em tamanho, os machos atingindo tamanhos (75-81 mm de CRA) significativamente maiores do que as fêmeas (62-64 mm de CRA) (Rocha, 1989a; Rocha, no prelo). Assim seria de se esperar que as diferenças no tamanho corporal de fêmeas e machos adultos e jovens de L. lutzae refletissem no tamanho de suas áreas de vida.

Este estudo foi desenvolvido para avaliar a dinâmica populacional e a área de vida de Liolaemus lutzae e, especificamente, responder às seguintes questões:

i) Como a densidade e a estrutura de idades da população varia ao longo do ano? ii) Qual a densidade média de L. lutzae no habitat de praia? iii) Qual a biomassa total de lagartos em um habitat de praia de restinga? iv) O tamanho da área de vida difere entre os sexos e entre adultos e jovens?

MATERIAL E METODOS

Area de estudo

Este estudo foi desenvolvido na Restinga da Barra de Maricá ($22^{\circ}57'S$, $43^{\circ}50'W$), localizada a aproximadamente 38 km a leste da cidade do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil (Fig 2).

O clima da região é quente e úmido, a temperatura anual média variando entre 22 e 24 °C (Nimer, 1972) e com marcada sazonalidade na precipitação pluvial (Fig 1). De dezembro a março ocorre um período de elevada precipitação, ao passo que de maio a setembro ocorre um período de relativa seca (Nimer, 1979). A precipitação anual na área varia de 1000 a 1350 mm (Nimer, 1972). Segundo o sistema de Koppen, o clima da região de Maricá é classificado como Aw (verão quente e chuvoso e inverno seco). O solo da restinga da Barra de Maricá é arenoso (Franco et al., 1984) com baixo conteúdo de nutrientes (Henriques et al., 1984).

A restinga da Barra de Maricá possui distintas zonas de vegetação que se sucedem do mar em direção à lagoa (Silva &

Somner, 1984). Junto ao mar, ocorre uma área de praia com vegetação herbácea esparsa, seguida por uma zona arbustiva densa mas baixa (1-3 m) sobre uma duna secundária geologicamente mais recente. Entre a duna secundária e a duna que corre paralela a esta (duna primária), há uma zona de moitas esparsas. Sobre a duna primária ocorre vegetação arbustivo-arbórea densa, de 4 a 7 m de altura (Silva & Somner, 1984).

Em Barra de Maricá, Liolaemus lutzae ocorre apenas na área de praia, que é uma zona aberta de 50 a 100 m de largura colonizada por vegetação herbácea distribuída esparsamente sobre o solo. Para uma descrição detalhada desse habitat de praia veja Rocha (1991).

Métodos de coleta

No habitat de praia foi demarcada uma área de aproximadamente 3,5 ha (70 metros de largura por 500 metros de extensão) da praia, na qual foi realizado um programa de marcação e recaptura dos lagartos. Para facilitar a localização dentro da área, foram colocados marcos a intervalos regulares de 10 metros. Foram realizadas excursões de campo quinzenais entre janeiro de 1986 e junho de 1987. Durante cada excursão, a área foi sistematicamente vasculhada procurando por L. lutzae. Quando um lagarto era avistado sua captura era tentada com a mão. A posição inicial em que o lagarto se encontrava era situada e registrada em um sistema de eixos cartesianos no qual o eixo "y" correspondia à distância em metros do ponto inicial em que o lagarto foi encontrado à linha inicial de colonização vegetal

(largura da praia) e o eixo "x" a distância deste ponto ao metro zero demarcado de extensão da praia. O trecho de extensão da praia na área de estudo foi demarcado com marcos a intervalos regulares de 10 metros. Adicionalmente, o comprimento rostro-anal (CRA) dos lagartos foi medido usando um paquímetro (com precisão de 0.1 mm) e o peso usando um dinamômetro Pesola (com precisão de 0.2 g). O sexo do lagarto foi anotado, cada animal marcado com uso do corte de sua falange distal (Woodbury, 1956), sendo após liberados no mesmo local em que foram inicialmente localizados. A determinação do sexo de *L. lutzae* é relativamente simples no campo, pois os machos diferem das fêmeas por apresentarem uma sequência de poros pré-cloacais de coloração alaranjada, facilmente perceptíveis mesmo em indivíduos recém-eclodidos (Rocha, 1992).

Para estimar o tamanho populacional a cada mês ao longo do estudo, foi utilizado o Método Estocástico de Jolly-Seber (Jolly, 1965; Seber, 1965) que envolve capturas e recapturas múltiplas em que o tamanho populacional é estimado através da fórmula:

$$N_i = n_i + \frac{n_i Z_i R_i}{m_i r_i}$$

em que: N_i = o tamanho estimado da população; n_i é o tamanho da amostra; m_i é o número de animais marcados na amostra; R_i é o número de animais marcados e liberados; r_i é o número de animais marcados e liberados que são subsequentemente recapturados e Z_i é o número de animais marcados antes da enésima ocasião que não

foram recapturados na enésima ocasião, mas foram recapturados subsequentemente (Caughley, 1977). O método de Jolly-Seber foi usado, pois este método é aplicável a populações abertas (possuem incrementos e perdas por imigração e emigração) e porque para L. lutzae a probabilidade de captura é similar para os indivíduos da população.

A densidade (n^0 de indivíduos/ha) de Liolaemus lutzae na área de praia em Barra de Maricá foi estimada para cada mês dividindo o tamanho da população no mês pelo número de hectares da área de estudo (3,5 ha). Para estimar a biomassa total de lagartos por ha a cada mês no habitat de praia, foi multiplicada a densidade de lagartos no mês pela massa média (em gramas) dos lagartos capturados no respectivo mês. A taxa intrínseca de crescimento populacional (r) foi obtida para cada mês a partir de:

$$r = \ln N_2 - \ln N_1$$

em que: N_2 representa a densidade populacional do mês i e, N_1 a densidade populacional do mês anterior ao mês i (Caughley, 1977). A taxa intrínseca de crescimento médio (r), que é um estimador da variação do tamanho populacional entre o início e fim do estudo, foi calculada pela média das taxas intrínsecas de crescimento dos meses, ao longo do estudo (Caughley, 1977).

A razão sexual da população foi determinada entre adultos e entre os jovens e as diferenças entre o número de indivíduos de cada sexo foram comparadas através do teste Qui-quadrado (X^2). A razão sexual entre jovens foi calculada para os indivíduos nascidos entre os meses de janeiro a abril em ambos os

anos estudados.

A distribuição de idades da população a cada mês obtida pelo número de indivíduos em cada classe etária. As fases de desenvolvimento foram categorizadas em juvenis, subadultos e machos e fêmeas adultas com base no tamanho ao nascimento, sub-adulto e tamanho mínimo para machos e fêmeas da espécie obtidos no experimento (1992). A sobrevivência tanto entre jovens quanto foi estimada através da recaptura de animais marcados (Tinkle, 1973).

Dinâmica

Para estimar a área de vida de *L. lutzae*, foi utilizado o Método do Polígono Convexo (Hayne, 1949), no qual os pontos referentes às várias posições de captura de um mesmo animal são plotados e os pontos ligados entre si, formando um polígono. A área do polígono obtido representa a área de vida do animal. Embora haja diferentes métodos de estimativa de área de vida (e.g. Davis, 1953; Jorgensen & Tanner, 1963; Rose, 1982; Anderson, 1982; Christian & Waldschmidt, 1984), o polígono convexo tem sido sugerido como o método mais apropriado para vertebrados (Rose, 1982; Waldschmidt, 1979). No presente estudo só foram incluídas as áreas de vida de animais dos quais foram obtidas quatro ou mais posições. As diferenças no tamanho da área de vida de machos e fêmeas adultas e entre jovens dos dois sexos foram avaliadas pelo teste t (Zar, 1984).

RESULTADOS

idade da população de Liolaemus
parra de Maricá variaram ao longo
cional, em geral, foi maior de
gradualmente (Fig 3). Nos
de densidade
habitat de praia
0,5 indivíduos/ha
a 3). Por
ocorreu em
do

(Fig 5). Os subadultos ocorreram ao longo de todo o ano, mas em maior proporção de setembro a janeiro (Fig 5). A perda dos jovens nascidos na estação reprodutiva de 1986, que não atingiram a idade de um ano, foi de 83,2 %. Em ambos os anos de estudo, o número de adultos na população decresceu acentuadamente após os meses de recrutamento de jovens (Fig 5). A sobrevivência de adultos após a estação reprodutiva foi de 3,8 %. Em numerosas ocasiões durante o estudo, jovens e adultos de ambos os sexos foram encontrados dividindo um mesmo abrigo no habitat. Contudo, apenas fêmeas adultas foram encontradas nessa situação com subadultos.

A massa média dos lagartos variou significativamente ao longo do período de estudo (ANOVA, $F_{1,18} = 83,22$; $p < 0,001$) (Fig 6). Foi baixa e relativamente estável de janeiro a maio ($2,6 \pm 2,2$ a $3,4 \pm 3,5$ g, respectivamente), mas aumentou sucessivamente até atingir valores máximos em dezembro ($7,1 \pm 2,8$ g) (Fig 6).

A biomassa total de *L. lutzae* no habitat de praia apresentou oscilações ao longo do ano, mas em geral mantendo-se próximo a valor médio de $282,7 \pm 62,1$ g/ha (Fig 7). Os menores valores de biomassa ocorreram de janeiro a março em ambos os anos de estudo (Fig 7).

A razão sexual entre os jovens não diferiu significativamente de 1:1 no período de recrutamento em 1986 ($0,49:0,51$; $\chi^2 = 0,0004$; $p > 0,05$; $N = 168$), nem em 1987 ($0,51:0,49$; $\chi^2 = 0,0004$; $p > 0,05$; $N = 188$). Similarmente, entre adultos, a razão sexual não diferiu significativamente de 1:1 ($0,47:0,53$; $\chi^2 = 0,006$; $p > 0,05$; $N = 181$).

Area de vida

O tamanho da área de vida variou de acordo com o segmento da população considerado. A área de vida média dos machos adultos ($\bar{x} = 59,8 \pm 33,7 \text{ m}^2$; $N = 10$) foi significativamente maior que a das fêmeas adultas ($\bar{x} = 22,3 \pm 16,1 \text{ m}^2$; $N = 11$) (teste t, $t = 3,30$; $gl = 19$; $p = 0.001$) (Fig 8). Entre os jovens não houve diferença significativa no tamanho da área de vida entre os sexos ($\bar{x}_{\text{machos}} = 31,9 \pm 21,9 \text{ m}^2$; $N = 10$; $\bar{x}_{\text{fêmeas}} = 29,1 \pm 24,0 \text{ m}^2$; $N = 13$; $t = 0,296$, $gl = 21$; $p = 0.385$). O tamanho da área de vida dos jovens foi significativamente menor do que a dos machos adultos ($t = 2,950$; $gl = 31$; $p = 0.003$), mas não diferiu estatisticamente do tamanho da área de vida das fêmeas adultas ($t = 1,058$; $gl = 32$; $p = 0.149$). A sobreposição entre a área de vida de machos adultos em geral foi baixa (3,6 %), sendo as sobreposições basicamente periféricas (Fig 8). Por outro lado, a área de vida das fêmeas adultas se sobrepôs consideravelmente com a dos machos e em alguns casos as áreas de duas ou três fêmeas estavam incluídas na de um macho adulto (Figura 8a, b). A sobreposição entre a área de vida de fêmeas adultas também foi baixa (3,9 %) (Fig 8). A área de vida dos machos e das fêmeas jovens estiveram consideravelmente sobrepostas com a dos machos adultos e a das fêmeas adultas. Muitos jovens foram recapturados a distâncias consideráveis (30 a 40 m) em relação à posição em que foram marcados.

DISCUSSÃO

Dinâmica populacional

A estrutura e o tamanho populacional de Liolaemus lutzae variaram acentuadamente ao longo do ano mas estas características foram similares quando comparados períodos equivalentes dos dois anos de estudo. A variação observada na estrutura populacional de L. lutzae provavelmente é resultado da estratégia reprodutiva sazonal e consequente do padrão sazonal de amadurecimento de gônadas (Rocha, 1992).

A reprodução sazonal resulta em um período definido de recrutamento entre janeiro e maio, quando ocorre o nascimento dos últimos jovens da estação reprodutiva (Rocha, 1992). Por sua vez, este padrão de reprodução sazonal representa um ajuste à produção de prole e crescimento rápido de jovens no verão, período com maior abundância de recursos (Rocha, 1992; veja também Capítulo 3), influenciado pela maior pluviosidade.

Estudos de dinâmica de populações de lagartos em áreas áridas, com flutuações temporais na precipitação e, em consequência, na abundância de recursos, têm mostrado que as flutuações influenciam a estrutura e na dinâmica das populações locais, causando variações temporais nos parâmetros populacionais (e.g. Vinegar, 1972; Martin, 1973; 1977; Ballinger, 1977; Smith, 1977; Dunham, 1978; 1981; 1983).

Como consequência da reprodução sazonal e do rápido crescimento de L. lutzae, a estrutura de idades da população varia consideravelmente entre períodos do ano, resultando em diferentes figuras populacionais: um período com predominância de

jovens (janeiro a junho) e outro caracterizado pela predominância de adultos e subadultos e quase ausência de jovens (setembro a dezembro).

A presença de subadultos de L. lutzae em diversos meses ao longo do ano provavelmente é consequência das diferenças individuais na taxa de crescimento, que em geral ocorrem como resultado de diferenças no tempo de nascimento relacionado com a disponibilidade de recursos na fase inicial de crescimento. Rocha (1992) observou que apenas as fêmeas nascidas no início da estação reprodutiva reproduziam-se na estação seguinte à do nascimento. A determinação da estrutura de idades de uma população é fundamental para obter informações sobre mortalidade, longevidade e outras características da população (Patón et al., 1991).

As informações fornecidas por recaptura mostraram que ocorre elevada perda de jovens de L. lutzae (83,2 %). Contudo, não foi possível diferenciar, deste total, as perdas por mortalidade ou por emigração. A longevidade de L. lutzae em geral é de dois anos e após a segunda estação reprodutiva ocorre uma elevada mortalidade de adultos (aproximadamente 96,2 %). Em diversas populações de lagartos ocorre elevada mortalidade de adultos (90%) após o segundo ano de reprodução (James, 1991) e isto parece estar associado com a maturidade sexual e reprodução ocorrendo cedo, o que, para espécies de curto ciclo de vida, reduz a expectativa de sobrevivência (Pianka, 1976; Tinkle et al., 1970; Pianka & Parker, 1975). A elevada mortalidade de adultos neste período, coincidente com o período subsequente ao

recrutamento, resulta em marcada taxa de reposição da população.

Os valores da taxa intrínseca de crescimento populacional, foram, em geral, positivos durante o período reprodutivo (dezembro a março - Rocha, 1992) e negativos quando não ocorre reprodução (abril a novembro). Isto mostra claramente que a reprodução sazonal implica em que, após o término da estação reprodutiva, a população decresce em tamanho continuamente pois não ocorre mais incremento mas apenas perdas por mortalidade e emigração. Esse decréscimo contínuo no tamanho populacional resulta em conseqüente diminuição na densidade de indivíduos por hectare.

A elevada densidade populacional no verão pode favorecer interações intraespecíficas como canibalismo, em diversos organismos (Fox, 1975; Polis, 1981). Em L. lutzae ocorreu canibalismo (Capítulo 3) durante o período de recrutamento, quando aumenta a densidade da população e ocorre extensa sobreposição da área de jovens e adultos (veja Capítulo 3).

As distâncias relativamente longas entre os locais de captura inicial e as posteriores (de até 40 m), observadas para alguns jovens, indicam a dispersão para áreas adjacentes até que encontrem área para se estabelecerem.

A média dos valores mensais da taxa intrínseca ($\bar{r} = 0,02$) foi próxima a zero, indicando que, a médio termo (isto é, de um ciclo anual a outro), a população se manteve estável. Esta observação é reforçada pela estimativa de tamanho populacional, que mostrou que em períodos equivalentes dos dois anos de estudo, o tamanho populacional manteve-se semelhante. A médio termo a

estrutura de idades também se manteve estável. Baixos valores de variabilidade no tamanho populacional, ao longo do tempo, indicam que a população se mantém constante (Schoener, 1985). A população de *L. lutzae* varia acentuadamente entre períodos reprodutivos, mas é estável de um ciclo a outro. Alguns estudos têm mostrado que os parâmetros populacionais de lagartos, como o tamanho, a densidade e a estrutura de idades, podem variar ao longo do ano ou mesmo entre anos subsequentes, influenciados pela pluviosidade (e.g. Vinegar, 1975; Dunham, 1983), por abundância de recursos alimentares (e.g. Vinegar, 1975; Dunham, 1981; 1983), por existência de um período de estivação (e.g. Pianka, 1970), ou por padrões sazonais de reprodução (e.g. Tinkle, 1972; 1976; Parker e Pianka, 1975; Rocha, 1992). Os dados no presente estudo indicam que a variação nos valores de tamanho, densidade populacional e de estrutura de idades de *L. lutzae* refletem o padrão de reprodução sazonal da espécie, mas que este, por sua vez, é consequência da sazonalidade na precipitação (Rocha, 1992) e na abundância de recursos no habitat de praia (Capítulo 3)..

Embora as figuras populacionais e o peso médio dos lagartos na população tenham variado acentuadamente ao longo do ano, os valores de biomassa total de lagartos no habitat de praia, em geral, mantiveram-se próximos ao valor médio de $282,7 \pm 62,1$ g/ha (com exceção do período próximo ao final da estação reprodutiva). Como o recrutamento só ocorre em um período definido ao longo do ano, a densidade populacional cai gradualmente, mas os animais estão continuamente crescendo, o que resulta, por sua vez, no aumento do peso médio dos indivíduos da

população. O aumento do peso médio tende a compensar as perdas numéricas de indivíduos, mantendo a biomassa total do habitat relativamente estável ao longo do ano (exceto no período final de recrutamento). Os valores mais baixos de biomassa observados próximo ao final do período de recrutamento se devem provavelmente ao fato de que neste momento há um grande número de jovens com consequentemente baixa massa corporal individual, coincidente com a elevada mortalidade de adultos neste período. A biomassa total de lagartos varia consideravelmente com a espécie considerada e com as características do seu habitat (e.g. Pianka, 1966; 1973; 1986; Tinkle, 1972; 1982; Alcala & Brown, 1967). Ambientes estruturalmente mais complexos, em geral, suportam maior diversidade e biomassa total de lagartos (Pianka, 1966; 1973), quando comparados aos mais simples. O habitat de praia da restinga da Barra de Maricá é um ambiente de baixa complexidade estrutural e nível de verticalização (Araújo, 1984; Rocha, 1991), o que muito provavelmente determina a pouca diversidade de espécies e limita a abundância de lagartos. Até onde sei, esta é a primeira estimativa da biomassa total de lagartos para um dado tipo de habitat e só foi possível devido a L. lutzae ser a única espécie que ocorre na praia em Maricá.

A razão sexual de L. lutzae não diferiu de 1:1 tanto entre jovens quanto entre adultos. A razão sexual em muitas espécies de lagartos é próxima a 1:1 (e.g. Tinkle, 1961; 1976; Sexton et al, 1963; Alcala e Brown, 1967; James, 1991). De acordo com Turner (1977) esta é, em geral, a razão sexual para lagartos. Contudo, a razão sexual é um parâmetro populacional que pode variar consideravelmente entre espécies de lagartos

(Schoener, 1983). Por exemplo, em lagartos do gênero Anolis, a razão sexual é variável mesmo dentro da mesma espécie (Schoener e Schoener, 1980).

A razão sexual similar encontrada entre jovens e entre adultos de L. lutzae indica que, ao longo do desenvolvimento, a mortalidade seja similar para os dois sexos e que entre os adultos as diferenças sexuais no tamanho corporal (Rocha, no prelo) aparentemente não resultam em mortalidade diferencial entre os sexos devido à predação.

Area de vida

A área de vida que representa a área total na qual um indivíduo de uma espécie se desloca no curso de suas atividades diárias e na qual encontra os recursos alimentares, os parceiros e o abrigo (Rose, 1982). A área de vida varia consideravelmente entre as espécies de lagartos (Turner et al., 1969; Christian & Waldschmidt, 1984). Grande parte dessa variação é explicada pelas diferenças em tamanhos corporais (Turner et al., 1969; Christian & Waldschmidt, 1984) ou pelo nível trófico das espécies (Christian & Waldschmidt, 1984).

Em Liolaemus lutzae, a área de vida dos machos foi em média 2,7 vezes maior que a das fêmeas. Machos adultos de L. lutzae apresentam tamanho corporal acentuadamente maior que as fêmeas (Rocha, 1989a; no prelo). As diferenças observadas, no tamanho da área de vida entre os sexos de L. lutzae, podem ser explicadas pelo dimorfismo e pela necessidade de machos estabelecerem áreas maiores, que possam incluir o maior número de

fêmeas possível, durante a reprodução. Machos de diversas espécies de iguanídeos possuem áreas de vida duas vezes maiores do que a das fêmeas e isto tem sido demonstrado como sendo um fator importante para o período reprodutivo (Rose, 1982; Stamps, 1983).

Por outro lado, a área de vida dos jovens de L. lutzae foi significativamente inferior à dos machos adultos, mas não diferiu significativamente daquela de fêmeas adultas. Embora as diferenças no tamanho corporal, entre jovens e adultos, possam, em parte, explicar as diferenças encontradas nas áreas de vida, outros fatores provavelmente atuam conjuntamente. Um deles pode ser que Liolaemus lutzae possui uma variação ontogenética na dieta em que os jovens são essencialmente carnívoros (Capítulo 3), mas os adultos são onívoros, predominantemente herbívoros (Rocha, 1989b; Capítulo 3).

O nível trófico tem sido demonstrado como um importante fator que influencia o tamanho da área de vida em aves (Armstrong, 1965; Schoener, 1968), mamíferos (McNab, 1963; Milton & May, 1976; Harestad & Bunnell, 1979; Lindstedt et al., 1986; Bergallo, 1990) e lagartos (Christian & Waldschmidt, 1984). De forma similar ao encontrado em outros grupos animais, lagartos insetívoros/carnívoros possuem áreas de vida mais amplas que as de herbívoros (Christian & Waldschmidt, 1984; St. Giron & St. Giron, 1959) por necessitarem maiores áreas para procurar e encontrar suas presas. Os jovens de L. lutzae são carnívoros, alimentando-se basicamente de artrópodos do solo (Rocha, 1989b; Capítulo 3) em um habitat com disponibilidade relativamente baixa de artrópodos (Capítulo 3). Com esta dieta, os jovens

provavelmente necessitam áreas mais extensas para garantir o provimento de presas, comparado com as fêmeas que, sendo predominantemente herbívoras e tendo um recurso imóvel e mais previsível, podem ser mais sedentárias. Além disso, os jovens de L. lutzae iniciam sua dispersão após terem nascido, para se estabelecerem, o que provavelmente resulta em aumento na taxa de deslocamento. As elevadas distâncias de recaptura (40-50 m) de jovens, em relação à posição inicial observada no presente estudo, reforçam a idéia do maior deslocamento dos jovens devido à dispersão. Já em relação aos machos adultos, a maior diferença no tamanho de suas áreas em relação às dos jovens provavelmente resulta do fato de que os machos adultos necessitam áreas maiores para abranger várias fêmeas e, além disso, possuem maior tamanho corporal.

Aparentemente ocorre baixa sobreposição entre a área de machos adultos (3,6 %), mas as áreas de machos podem abranger as de duas a três fêmeas. A vantagem na maior área de vida neste caso parece ser óbvia, pois a frequência de acasalamentos por um macho é dependente do número de fêmeas incluídas na sua área (Rose, 1982; Stamps, 1983). A baixa sobreposição na área de vida de machos indica exclusão mútua. A exclusão constitui evidência indireta de territorialidade e indica que em L. lutzae o tamanho da área de vida coincide com o território. A baixa sobreposição nas áreas de vida de lagartos tem sido interpretada como característica de espécies territoriais (Rose, 1982; Ruby, 1976). Rocha (1989a, no prelo) observou que a frequência de marcas de abocanhamento, resultante da interação agonística entre

machos, aumentava consideravelmente durante a estação reprodutiva e sugeriu que as diferenças no tamanho corporal entre machos e fêmeas, especialmente no tamanho da cabeça, refletiam o resultado da seleção intrasexual nos machos. A baixa sobreposição nas áreas entre machos obtidas no presente estudo, está de acordo com a suposição formulada por Rocha (1989a; no prelo). As diferenças no nível de sobreposição que podem ocorrer entre machos têm sido demonstradas como indicativo de hierarquia entre machos na população (Rose, 1982; Ruby, 1976). Já entre fêmeas de lagartos, não há evidências de comportamento hierárquico e a baixa sobreposição têm sido sugerida como resultado da baixa frequência de encontros entre fêmeas, por sua vez resultante de suas menores áreas de vida (Rose, 1981; 1982).

Os tamanhos da área de vida de machos e fêmeas de Liolaemus lutzae, obtidos no presente estudo, estão em geral de acordo com o previsto por Christian & Waldschmidt (1984) para lagartos deste tamanho e nível trófico. Por ser onívoro, mas primariamente herbívoro quando adulto (Rocha, 1989b, Capítulo 3), e por forragearem de espreita ("sit-and-wait" cf. Schoener, 1973) em relação aos artrópodos (Capítulo 3), L. lutzae não necessita se deslocar por extensas áreas para obtenção de seus recursos, o que, por sua vez, restringe o tamanho da área necessária.

Resumindo, a sazonalidade na pluviosidade e a consequente variação na abundância de recursos influenciam os parâmetros populacionais de Liolaemus lutzae no habitat de praia da Restinga da Barra de Maricá, determinando flutuações em tamanho, densidade e biomassa da população. O baixo valor de biomassa total de lagartos no habitat de praia provavelmente

resulta da pobreza de recursos e complexidade deste ambiente. O tamanho da área de vida de L. lutzae em um habitat pobre em recursos, como a praia, reflete o tamanho corporal da espécie e os hábitos onívoros, que por sua vez diminuem a necessidade de deslocamentos amplos.

Agradecimentos - Este estudo é uma parte da Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Biologia do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Agradeço a meu orientador Augusto S. Abe pelo apoio ao longo de todo o estudo e a vários colegas que em diferentes ocasiões me auxiliaram no trabalho de campo, mas particularmente a H.G. Bergallo, M. Van Sluys, P.R. Moutinho, C.B. Azevedo-Ramos, F.H. Vale, R. Fialho e A.F.B. Araújo. Monique Van Sluys, H.G. Bergallo, A.S. Abe, W.R. Silva, I. Sazima, C. Haddad e M.T. Rodrigues revisaram o manuscrito oferecendo valiosas sugestões. O apoio de H.G. Bergallo foi fundamental em numerosos aspectos desse estudo. A Davor Vrcbradic pela assistência laboratorial em vários aspectos. Também sou grato à Comissão de Apoio ao Docente e à Sub-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa da Universidade do Estado do Rio de Janeiro que forneceu apoio econômico e logístico para as viagens de campo. Este estudo foi parcialmente subvencionado com bolsa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq, processo n. 840240 89-9.

LITERATURA CITADA

- Alcala, A.C. & Brown, W.C. 1967. Population ecology of the tropical scincoid lizard, Emoia atrocostata, in the Philippines. *Copeia*, 1967:596-604.
- Anderson, D.J. 1982. The home range: a new non-parametric estimation technique. *Ecology*, 63:103-112.
- Aranjo, A.F.B. 1984. Padrões de divisão de recursos em uma comunidade de lagartos de restinga. In: Restingas: origem, estrutura, processos (L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq, orgs.). CEUFF, Niterói.
- Armstrong, J.T. 1965. Breeding home range in the night hawk and birds; its evolutionary and ecological significance. *Ecology*, 46:619-629.
- Ballinger, R. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology*, 59:628-635.
- Blair, W.F. 1960. The rusty lizard. University of Texas Press, Austin.
- Bergallo, H.G. Fatores determinantes do tamanho da area de vida em mamíferos. *Cienc. Cult*, 42:1067-1072.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley & Sons, London, 234 pp.
- Christian, K. Waldschmidt, S. 1984. The relationship between lizard home range and body size: a reanalysis of the data. *Herpetologica*, 40:68-75.
- Davis, D.E. 1953. Analysis of home range from recapture data. *J. Mammal.*, 34:352-358.

- 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. 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of Sceloporus merriami and Urosaurus ornatus. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., 158:1-62.
- Dunham, A.E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interespecific competition. In: Lizard ecology, studies of a model organism (R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener, eds.), pp. 261-280, Harvard University Press, Cambridge.
- Dunham, A.E.; Miles, D.B. & Reznick, D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. In: Biology of the Reptilia (C. Gans, ed.), Alan R. Liss Inc., New York.
- Franco, A.C.; Valeriano, D.M.; Santos, F.M.; Hay, J.D.;
Henriques, R.P.B. & Medeiros, R.A. 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga de Barra de Maricá. In: Restingas: origem, estrutura, processos (L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq, orgs.). CEUFF, Niterói.
- Harestad, A.S. & Bunnell, F.L. 1979. Home range and body weight - a reevaluation. *Ecology*, 60:389-402.
- Hayne, D.W. 1949. Calculation of the home range. *J. Mammal.*, 30:1-18.
- 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, RJ. Rev. Bras. Bot., 7:27-36
- James, C.D. 1991. Population dynamics, demography, and life history of sympatric scincid lizards (Ctenotus) in Central Australia. Herpetologica, 47:194-210.
- Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model. Biometrika 52:225-247.
- Jorgensen, C.D. & Tanner, W.W. 1963. The application of the density probability function to determine the home ranges of Uta stansburiana stansburiana and Cnemidophorus tigris. Herpetologica, 19:104-115.
- Lindstedt, S.L.; Miller, B.J. & Buskirk, S.W. 1986. Home range, time and body size in mammals. Ecology, 67:413-418.
- Martin, R.F. 1973. Reproduction in the tree lizard (Urosaurus ornatus) in Central Texas: drought conditions. Herpetologica, 29:27-32.
- Martin, R.F. 1977. Variation in the reproductive productivity of range margin tree lizards (Urosaurus ornatus). Copeia 1977:83-92.
- McNab, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. Amer. Natur., 97:133-140.
- Milton, K. & May, M.L. 1976. Body weight, diet and home range area in primates. Nature, 259:459-462.
- 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, Rio de Janeiro, 422 pp.

- Parker, W.S. & Pianka, E.R. 1975. Comparative ecology of populations of the lizard Uta stansburiana. *Copeia* (1975):615-632.
- Paton, D.; Juarranz, A.; Sequeros, E.; Pérez-Campo, R.; López-Torres, M. & Quiroga, G.B. 1991. Seasonal age and sex structure of Rana perezi assessed by skeletochronology. *J. Herpetol.*, 25:389-394.
- Pianka, E.R. 1970. Comparative autoecology of the lizard Cnemidophorus tigris in different parts of its geographic range. *Ecology* 51 (4):703-720.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4:53-74.
- Pianka, E.R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Amer. Zool.*, 16:775-784.
- Pianka, E.R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton Univ. Press, Princeton, 208 pp.
- Pianka, E.R. & Parker, W.S. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Amer. Natur.*, 109:453-464.
- Rocha, C.F.D. 1985. Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae): um problema para manejo e conservação. *Bol. F.B.C.N.*, 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. F.B.C.N.*, 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. 1989a. Estratégia e ciclo reprodutivo de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae) na Restinga de Barra de Maricá, R.J. Tese de Mestrado, Departamento de Zoologia, UNICAMP, 114 pp.
- Rocha, C.F.D. 1989b. Diet of a tropical lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. J. Herpetol., 23:292-294.
- Rocha, C.F.D. 1991. Composição do habitat e uso do espaço por Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga. Rev. Bras. Biol., 51:671-678.
- Rocha, C.F.D. 1992. Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. J. Herpetol., 26:17-23.
- Rocha, C.F.D. No prelo. Sexual dimorphism in the sand lizard Liolaemus lutzae of Southeastern Brazil. An. II Congr. Lat. Amer. Herpetol.
- Rose, B. 1981. Factors affecting activity in Sceloporus virgatus. Ecology, 62:706-716.
- Rose, B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. J. Herpetol., 16:253-269.
- Ruby, D.E. 1976. The behavioral ecology of the viviparous lizard Sceloporus jarrovi. Ph.D. Thesis, University of Michigan, 214 pp.
- Saint Girons, H. & Saint Girons, M.C. 1959. Espace vital, domaine of territoire chez les vertébrés terrestres (reptiles et mammifères). Mammalia, 23:448-476.
- Schoener, T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. Ecology, 49:123-141.

- Schoener, T.W. 1983. Population and community ecology. In: Lizard ecology, studies of a model organism (R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener, eds.), pp. 233-239, Harvard University Press, Cambridge.
- Schoener, T.W. & Schoener, A. 1980. Densities, sex ratios and population structure in four Bahamian Anolis lizards. J. Anim. Ecol., 49:19-53.
- Seber, G.A. 1965. A note on the multiple-recapture census. Biometrika, 52:249-259.
- Sexton, O.J.; Heatwole, H.F. & Meseth, E.H. 1963. Seasonal population changes in the lizard, Anolis limifrons, in Panama. Amer. Midl. Natur., 69:482-491.
- Silva, J.G. & Somner, G.V. 1984. A vegetação de restinga na Barra de Maricá. In: Restingas: origem, estrutura, processos (L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq, orgs.). CEUFF, Niterói.
- Smith, D.C. 1977. Interspecific competition and the demography of two lizards. Ph.D. Thesis, Univ. Michigan, 426 pp.
- Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality in lizards. In: Lizard ecology: studies of a model organism (R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener, eds.), Harvard University Press, Cambridge, 501 pp.
- Tinkle, D.W. 1961. Population structure and reproduction in the lizard Uta stansburiana stejnegeri. Amer. Midl. Natur., 66:206-234.
- 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. 1972. The dynamics of a Utah population of Sceloporus undulatus. *Herpetologica*, 28:351-359.
- Tinkle, D.W. 1976. Comparative data on the population ecology of the desert spiny lizard, Sceloporus magister. *Herpetologica*, 32:1-6
- Tinkle, D.W. 1982. Results of experimental density manipulation in an Arizona lizard community. *Ecology*, 63:57-65.
- Tinkle, D.W.; Wilbur, H.M. & Tilley, S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24:55-74.
- Turner, F.B. 1977. The dynamics of populations of squamates, crocodilians and rhynchocephalians. In: *Biology of the Reptilia* (C. Gans & D.W. Tinkle, eds.), Academic Press, New York.
- Turner, F.B.; Jennrich, R.I. & Weintraub, J.D. 1969. Home ranges and body size of lizards. *Ecology*, 50:1076-1081.
- Vanzolini, P.E. & Ab'Saber, A. 1968. Divergence rate in South American lizard of the genus Liolaemus (Sauria: Iguanidae). *Pap. Avuls. Zool. São Paulo*, 21:205-208.
- Vinegar, M.B. 1972. Evolution of the life history phenomena in three forms of the lizard genus Sceloporus. Ph.D. Thesis, Univ. Michigan, 114 pp.
- Waldschmidt, S.R. 1979. The effect of statistically based models on home range size estimate in Uta stansburiana. *Am. Midl. Natur.*, 101:236-240.
- Woodbury, A.M. 1956. Uses of marking animals in ecological studies: marking amphibians and reptiles. *Ecology*, 37:670-674.

Zar, J. 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1 - Pluviosidade ao longo dos meses na Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro. Dados obtidos na Estação Meteorológica de Niterói do Departamento Nacional de Meteorologia (modificado de Rocha, 1992).

Figura 2 - Localização da área de estudo e da Restinga da Barra de Maricá no Estado do Rio de Janeiro (modificado de Rocha 1989a).

Figura 3 - Densidade populacional de Liolaemus lutzae a cada mês, nos anos de 1986 e 1987 na área de praia da Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro.

Figura 4 - Variação da taxa intrínseca de crescimento populacional (r) de Liolaemus lutzae ao longo dos meses nos anos de 1986 e 1987 na Restinga da Barra de Maricá.

Figura 5 - Distribuição de idades nas populações de Liolaemus lutzae em Barra de Maricá, ao longo dos anos de 1986 e 1987.

Barras hachuradas = jovens, barras negras = subadultos, barras claras = fêmeas adultas e barras com linhas horizontais = machos adultos.

Figura 6 - Variação do peso médio de Liolaemus lutzae no habitat de praia da Restinga de Barra de Maricá, ao longo dos meses em 1986 e 1987 (ANOVA, $F_{1,18} = 83,22$; $p < 0.001$).

Figura 7 - Biomassa total de Liolaemus lutzae a cada mês, no habitat de praia da Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro.

Figura 8 - Areas de vida de machos (linhas contínuas) e fêmeas (linhas tracejadas) adultas em dois trechos da área de estudo no habitat de praia da Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro. Incluídos apenas animais dos quais foram obtidos número igual ou superior a quatro posições.

FIG 1

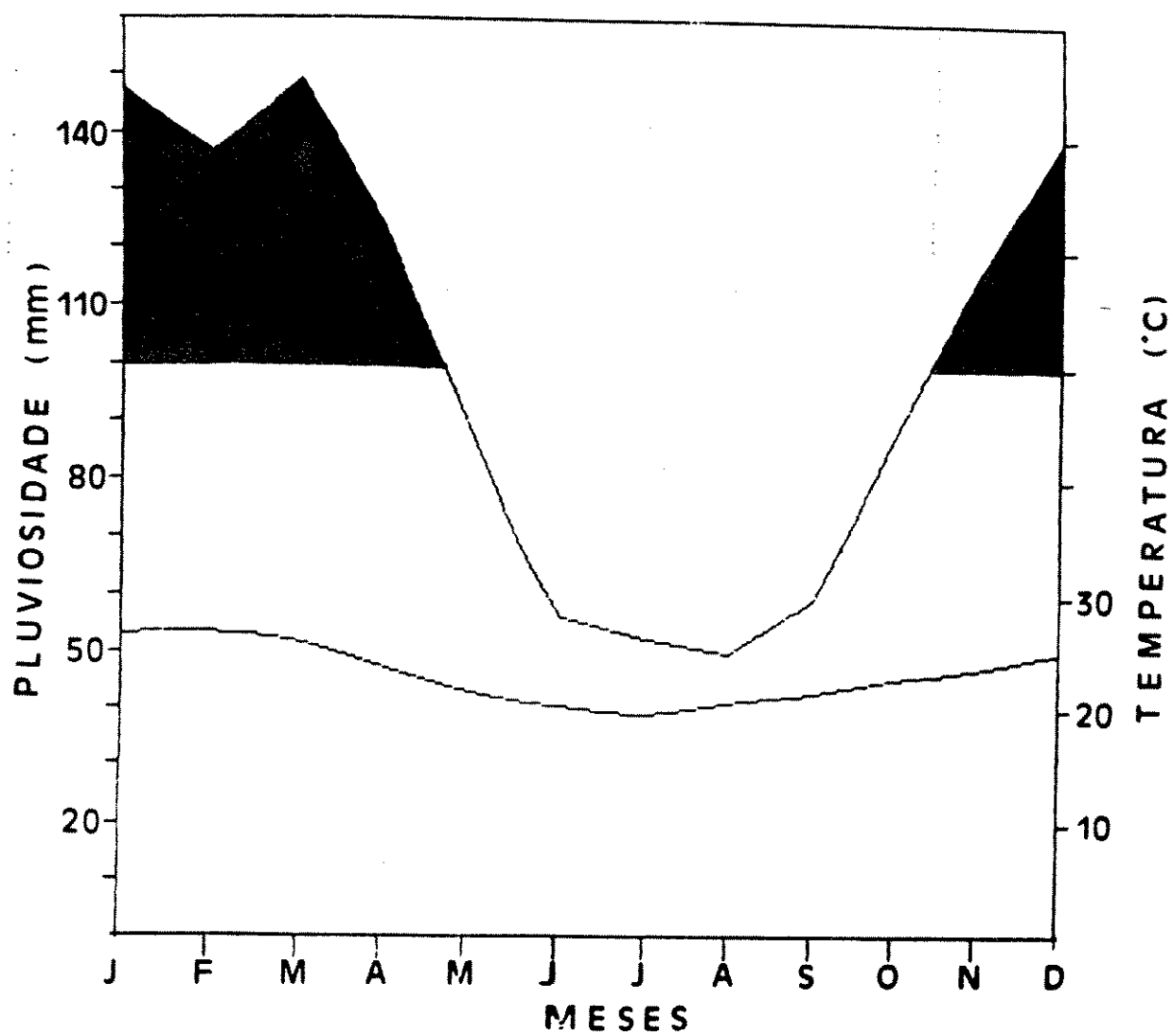
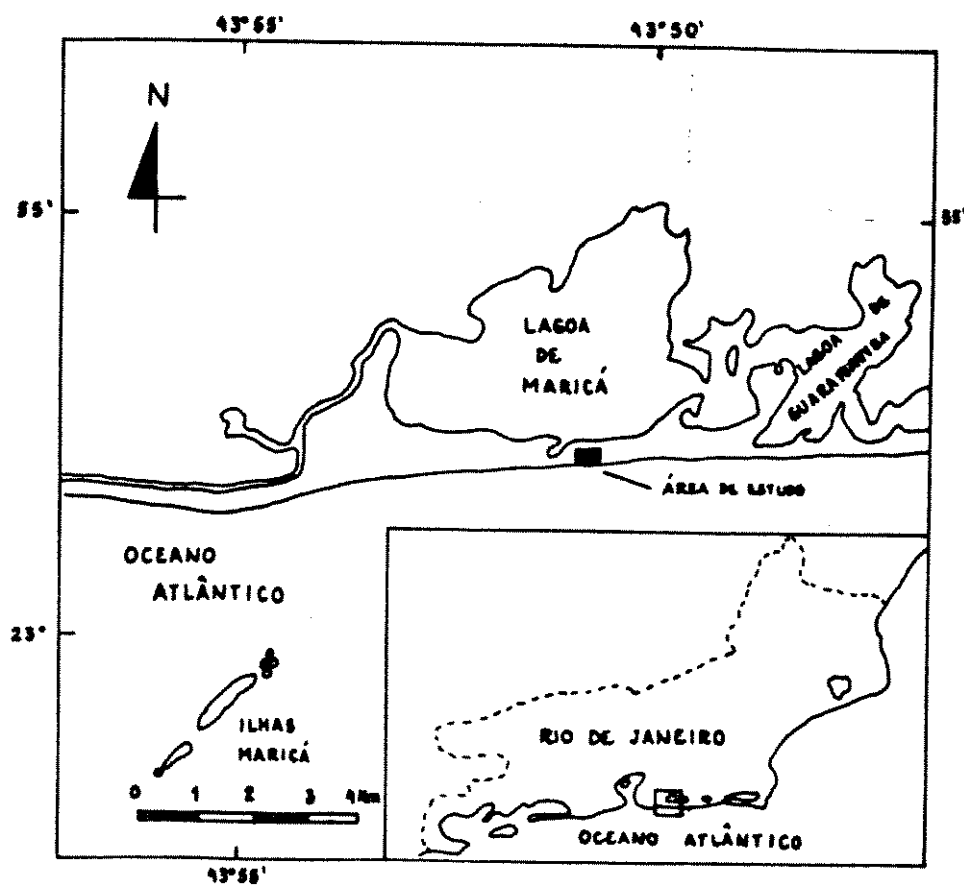


Fig 2



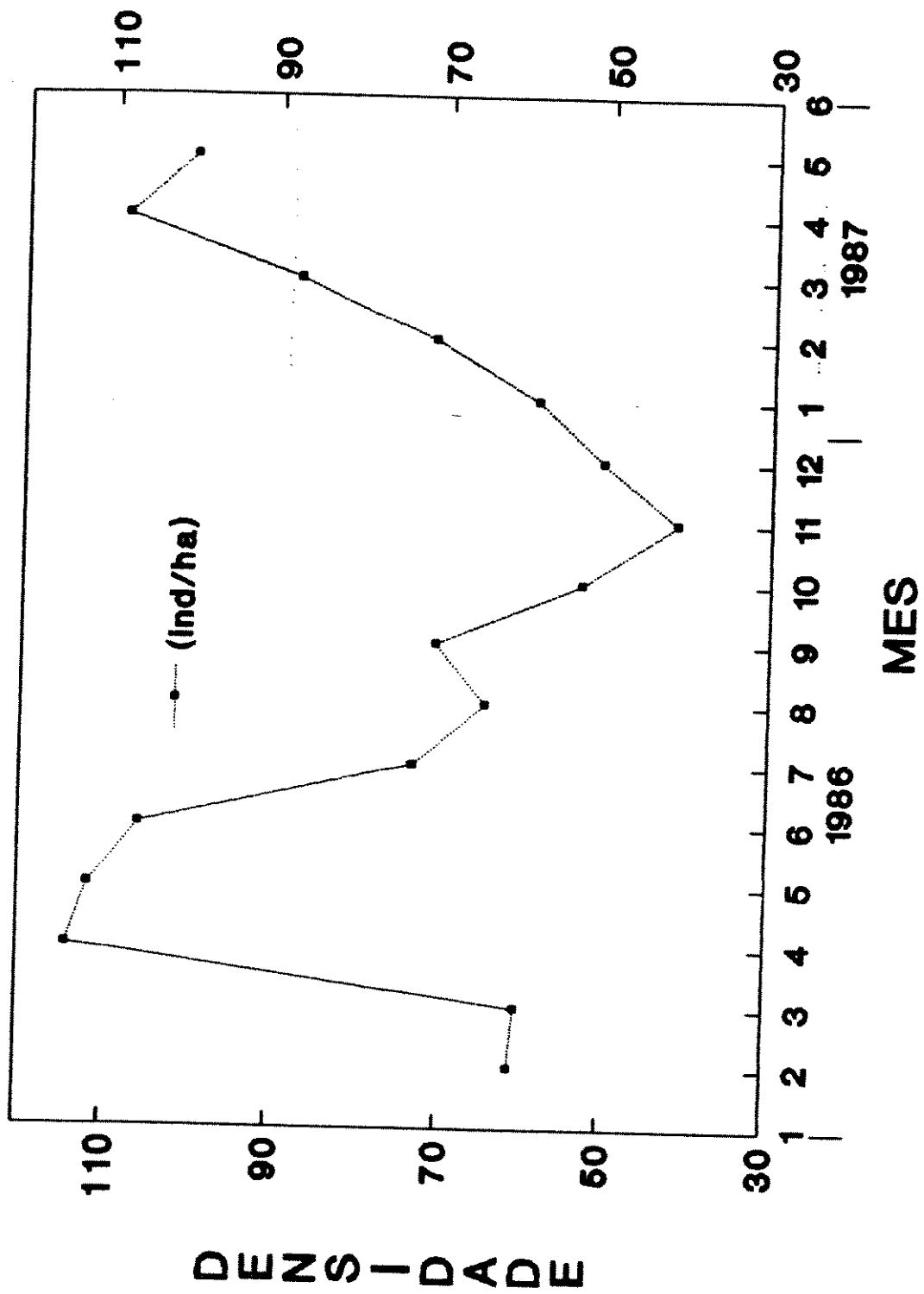


Fig 4

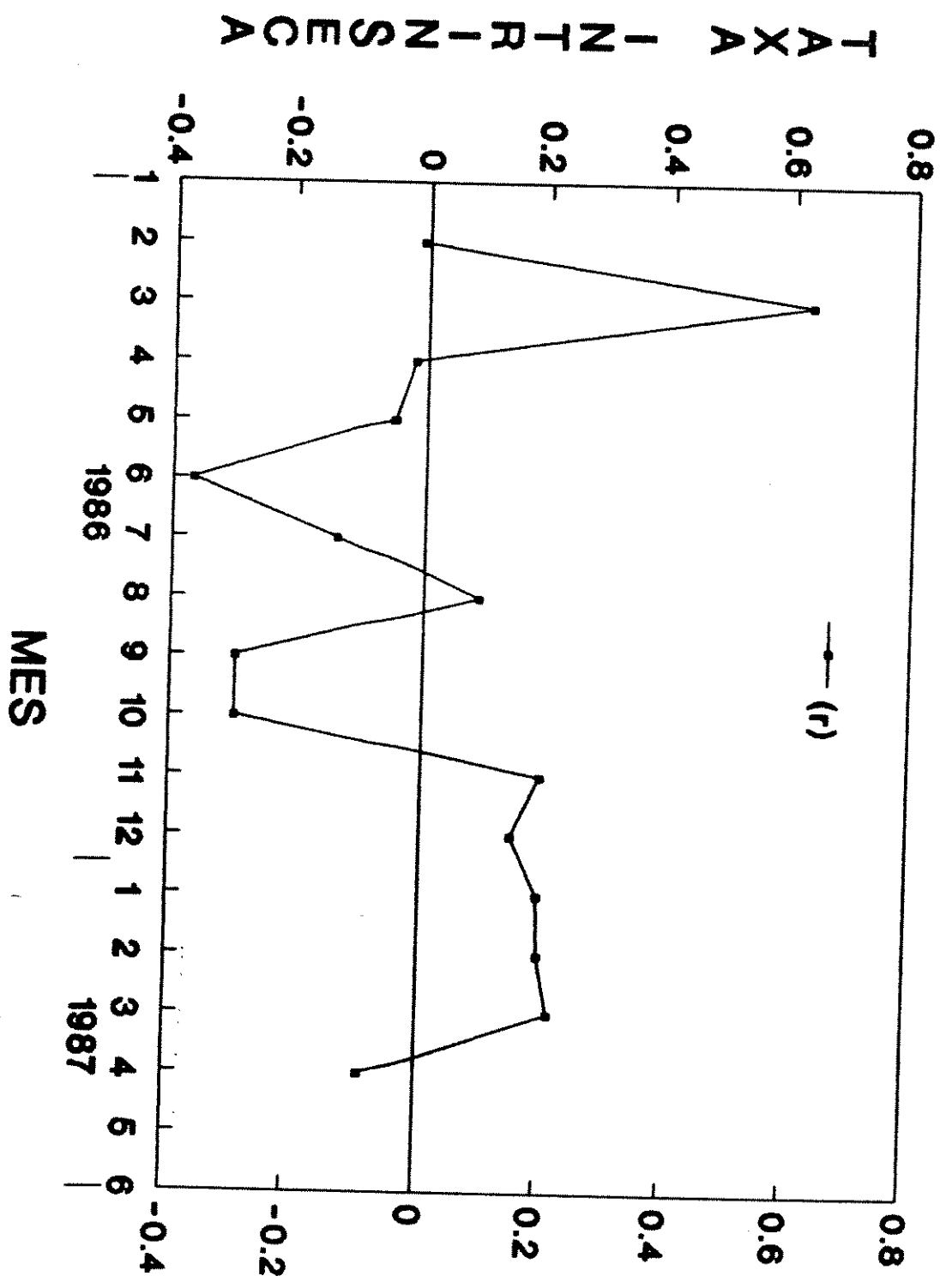
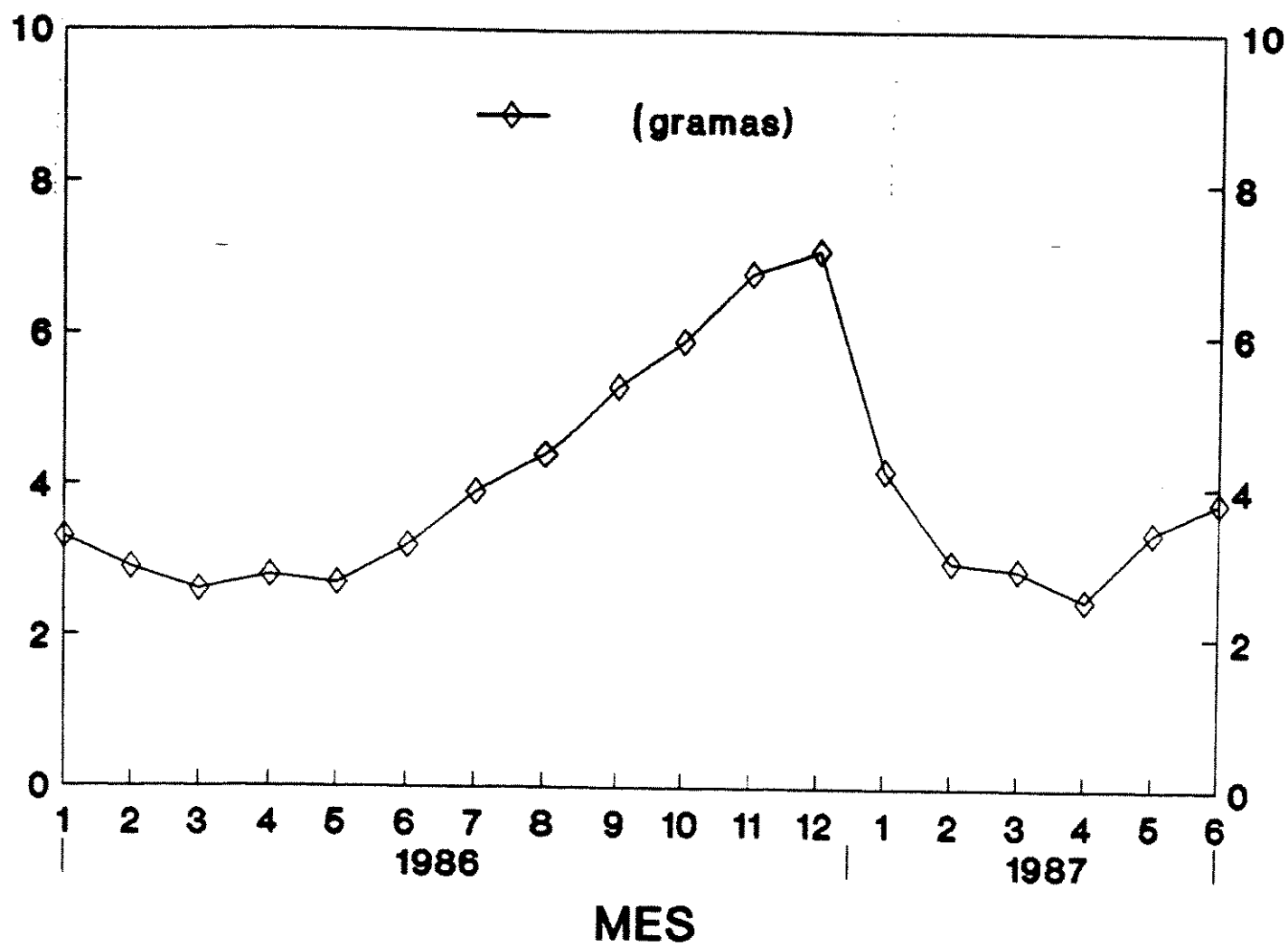


FIG 6



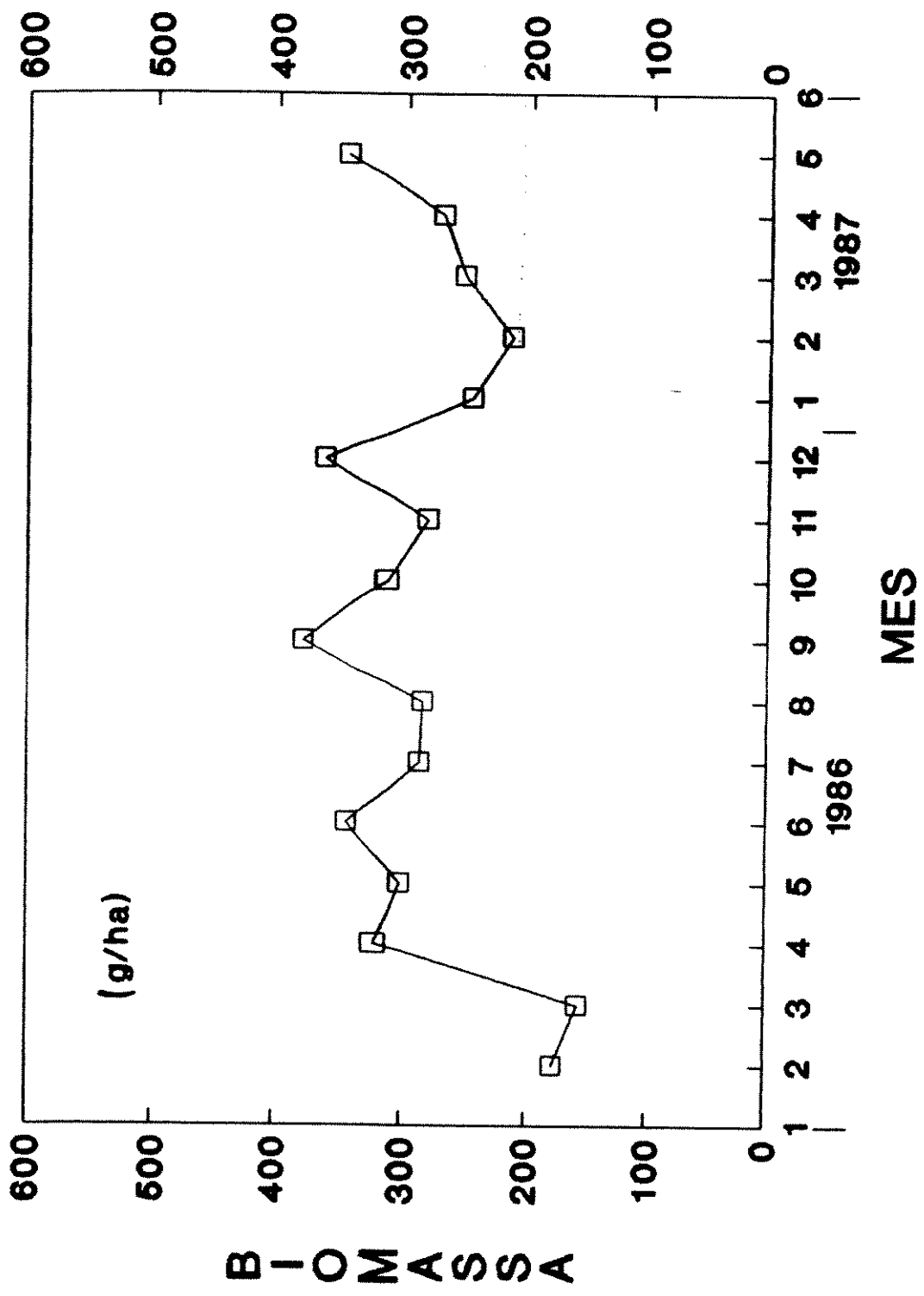
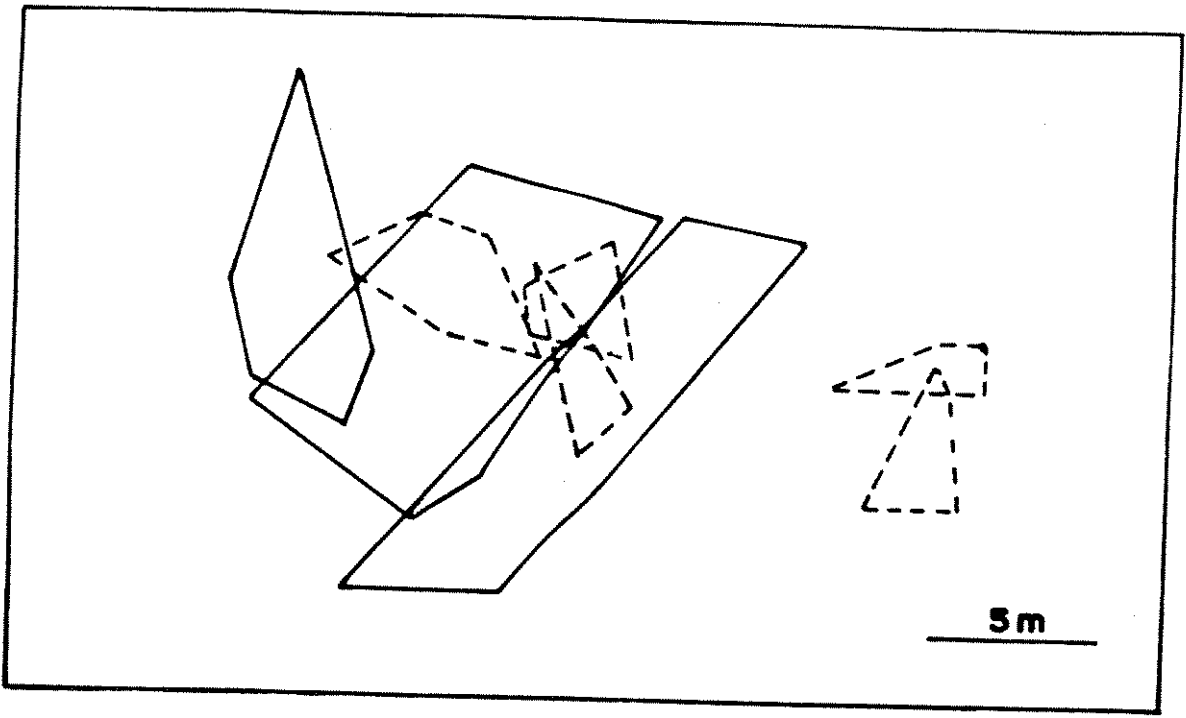
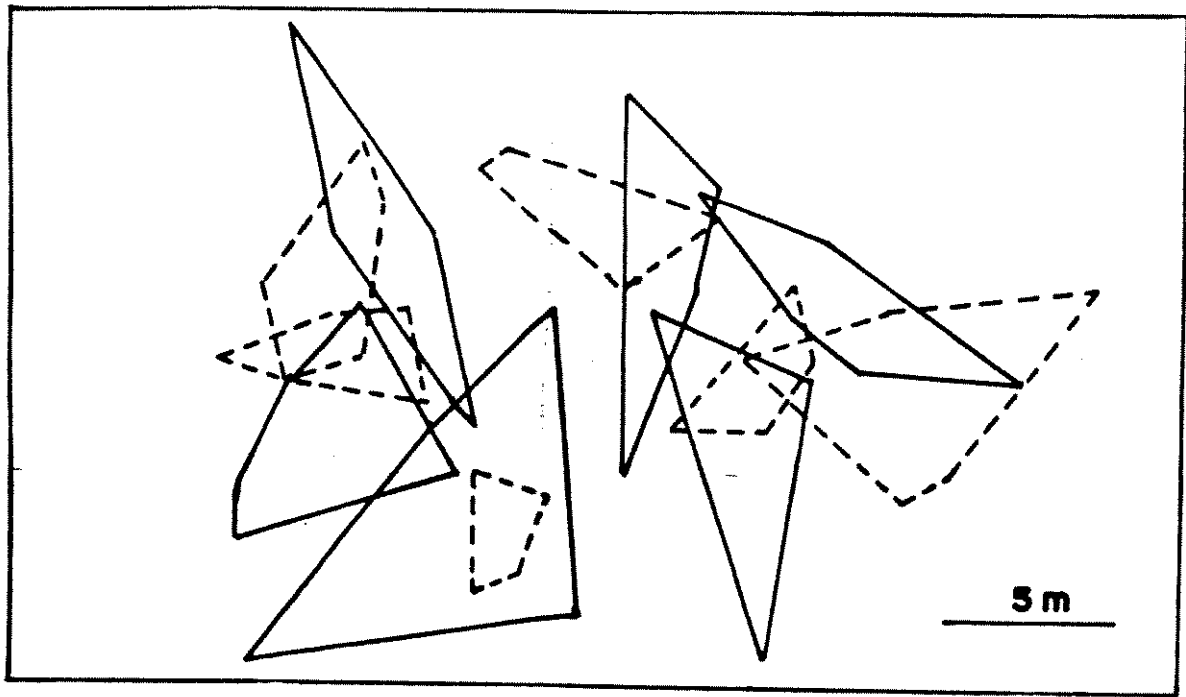


Fig 8



CAPITULO 2

Ecologia termal de Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) na
Restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro

Carlos Frederico Duarte da Rocha

Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, Instituto de
Biologia, Universidade Estadual de Campinas, CP 6109, 13081,
Campinas, São Paulo, Brasil.

Título abreviado: Ecologia termal de lagarto.

Palavras-chave: Réptil, lagarto, termorregulação, variação
sazonal em temperatura, microhabitat, restinga.

RESUMO

A ecologia termal do lagarto tropidurídeo Liolaemus lutzae foi estudada na Restinga da Barra de Maricá, no Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Os dados mostraram que a temperatura corporal de L. lutzae ($33,9 \pm 2,6^{\circ}\text{C}$) é em geral similar às reportadas para outras espécies do gênero e que há uma tendência a variar sazonalmente acompanhando as temperaturas ambientais. Também houve tendência a uma mudança na importância relativa de cada uma das fontes de calor estudadas. A temperatura corpórea na estação de chuvas ($\bar{x} = 34,1 \pm 2,2^{\circ}\text{C}$; $N = 241$) foi significativamente superior àquela da estação seca ($\bar{x} = 32,0 \pm 2,6^{\circ}\text{C}$; $N = 144$). As temperaturas do substrato e do ar no microhabitat constituem variáveis importantes influenciando a temperatura corporal dos lagartos, embora a temperatura do substrato influencie mais fortemente a temperatura dos lagartos comparado com a temperatura do ar. Contudo, a temperatura resultante da radiação direta do sol parece também constituir uma fonte de calor importante, especialmente nas primeiras horas da manhã, quando o lagarto inicia a atividade. A importância da temperatura do substrato parece resultar do comportamento críptico de L. lutzae permanecer enterrado por grande parte de seu período de atividade.

INTRODUÇÃO

O aumento do conhecimento sobre a biologia termal de lagartos tem mostrado que a regulação da temperatura corporal nestes animais é um processo complexo, influenciado não apenas pelas fontes de calor ambiental, mas também por características da ecologia e história de vida da espécie (Pianka, 1977; Huey & Pianka, 1983; Pianka, 1986). Em geral, duas ou mais fontes de calor podem ser utilizadas por uma espécie em um determinado ambiente, na regulação da temperatura corporal (Bogert, 1948; Brattstrom, 1965). Contudo, a importância relativa de cada uma das fontes de calor para a termorregulação varia consideravelmente de acordo com a espécie envolvida, o tipo de habitat em que se encontra, o padrão de forrageamento da espécie ou o período do dia ou do ano (Pianka, 1977; Pianka, 1979; Magnusson et al., 1985; Rocha & Bergallo, 1990; Gasnier et al., no prelo; Bergallo & Rocha, submetido).

Em uma maior extensão temporal, a temperatura crítica (ótima ou preferida - Brattstrom, 1965) e o espectro normal de temperatura corporal em atividade de uma espécie podem variar sazonalmente, sendo influenciados ou não por mudanças sazonais nas fontes de calor ambiental, como alteração na temperatura média do ambiente local, variação na nebulosidade ou na extensão do fotoperíodo (Mayhew, 1963; McGinnis, 1966; Pianka, 1971; Mayhew & Weintraub, 1971; Patterson & Davies, 1978; Hutchison & Maness, 1979; Christian et al., 1983).

O habitat de praia da Restinga da Barra de Maricá é uma

área caracteristicamente aberta, com nível de cobertura vegetal sobre a areia relativamente baixo (Silva & Somner, 1984; Rocha, 1991) e sujeita à intensa insolação ao longo de todo o período diurno (Franco et al., 1984; Rocha, 1988; Rocha, 1991). Esta alta taxa de insolação resulta em elevadas temperaturas do ar e da superfície da areia nua, o que sugere um ambiente com aparente estresse térmico (Franco et al., 1984; Rocha, 1988). A temperatura superficial da areia nua na área de praia é, durante grande parte do dia, em média, de 50°C no verão, mas pode atingir até aproximadamente 60°C nos períodos mais quentes do dia (estação de chuvas) (Rocha, 1988 - veja Fig 1). As temperaturas ambientais em Barra de Maricá variam consideravelmente entre as estações do ano, sendo sempre mais elevadas durante a estação de chuvas (verão) do que na estação seca (inverno) (Nimer, 1972; 1979).

O tropidurídeo Liolaemus lutzae é a única espécie de lagarto ocupando o habitat de praia da restinga da Barra de Maricá (Araújo, 1984; Rocha, 1988), onde permanece grande parte de seu período de atividade semi-enterrado ou enterrado sob detritos deixados pelas marés ou sob a vegetação herbácea esparsa (Araújo, 1984; Rocha, 1988; 1991). Estes locais em que L. lutzae permanece ao longo do dia possuem, em média, temperaturas consideravelmente inferiores à da areia exposta ao sol. O comportamento críptico deste lagarto é aparentemente vantajoso naquela área, não apenas por diminuir a chance de ser percebido por predadores potenciais (veja o capítulo 5), mas também como forma de minimizar o efeito das elevadas temperaturas ambientais (Rocha, 1988; 1991), que podem ser letais para lagartos (Bogert,

1968). As temperaturas do ar e do substrato e a radiação direta do sol aparentemente representam três fontes de calor importantes neste ambiente para L. lutzae regular sua temperatura corporal. Porém, o presumível risco de predação em uma área aberta, como o habitat de praia, provavelmente reduz a oportunidade de exposição à insolação por prolongados períodos (veja o capítulo 5). Desde que em grande parte do dia este lagarto permanece enterrado ou semi-enterrado, seria de se esperar que a temperatura do substrato constituísse fonte de calor mais importante para a regulação de temperatura corporal de L. lutzae do que a temperatura do ar, não podendo, contudo, ser descartada a importância da irradiação direta do sol. Além disso, como na área as temperaturas ambientais variam sazonalmente, seria provável que a importância relativa das fontes de calor, a temperatura crítica e o espectro normal de temperatura de L. lutzae sofressem também variações sazonais.

Este estudo foi conduzido visando responder as seguintes questões: i) A temperatura corporal de L. lutzae varia entre as estações do ano em Barra de Maricá? ii) Qual das temperaturas do microhabitat (ar e substrato) constitui a fonte de calor mais importante para a regulação de temperatura corporal de L. lutzae? iii) A importância relativa dessas fontes de calor varia sazonalmente? iv) Como a temperatura corporal de L. lutzae varia ao longo do dia em relação às temperaturas do microhabitat?

MATERIAL E METODOS

Este estudo foi realizado entre dezembro de 1985 e novembro de 1986 na área de praia da Restinga da Barra de Maricá, ($22^{\circ}57'S$, $43^{\circ}50'W$) localizada a aproximadamente 38 km a leste da Cidade do Rio de Janeiro. Para uma descrição detalhada da área de estudo veja Rocha (1991, 1992).

Durante cada excursão de campo, a área de estudo (3,5 ha) foi percorrida entre 05:00 h e 18:00 h. Quando um L. lutzae era avistado, era feita a tentativa de sua captura com a mão. Imediatamente após o lagarto ser capturado, era medida a sua temperatura cloacal (com precisão de $0,2^{\circ}C$) utilizando um termômetro cloacal Schultheis de leitura rápida. Só foram consideradas as temperaturas obtidas em até 30 s após o início de tentativa de captura do animal. O sexo e o comprimento rostro-anal (medido com paquímetro com precisão de 0,1 mm) foram também registrados. O peso do animal foi medido com uma balança pesola (precisão de 0,1 g). Adicionalmente, as temperaturas do microhabitat (temperatura do substrato no local em que o animal se encontrava inicialmente e temperatura do ar 1 cm acima do solo no mesmo ponto) foram medidas usando termômetro de mercúrio (com precisão de $0,2^{\circ}C$), estando as temperaturas deste termômetro calibradas em relação às do cloacal.

A média das temperaturas cloacais obtidas para todos os lagartos ativos foi considerada como a temperatura crítica para L. lutzae. As diferenças entre as duas estações do ano (chuvas - outubro a abril; seca - maio a setembro) e entre sucessivos trimestres foram testadas através da Análise de Variância para um fator (ANOVA - Zar, 1984). Para cada estação foi feita Análise

de Regressão e de Regressão Múltipla (Zar, 1984) entre a temperatura da cloaca e as temperaturas do microhabitat (substrato e ar) e avaliada a importância sazonal relativa de cada fonte de calor. A temperatura da cloaca foi também relacionada com o tamanho do lagarto através de Análise de Regressão. As diferenças entre os sexos na temperatura crítica foram testadas por Análise de Variância para um fator (Zar, 1984).

A curva de temperatura corporal ao longo do dia foi obtida calculando-se a média entre as temperaturas obtidas em cada intervalo de hora ao longo do período de atividade dos lagartos. Foi calculada uma curva para cada um dos trimestres ao longo do estudo.

Adicionalmente, alguns L. lutzae foram acompanhados no campo após emergirem de suas tocas, sendo registrado seu comportamento de assoalhamento.

RESULTADOS

A temperatura crítica de Liolaemus lutzae foi de $33,9 \pm 2,6^{\circ}\text{C}$ ($N = 385$), mas essa temperatura variou significativamente ao longo dos trimestres do ano (ANOVA, $F_{3,381} = 17,09$; $p < 0,001$) (Fig 2). Em termos sazonais, a temperatura crítica na estação de chuvas ($\bar{x} = 34,1 \pm 2,2^{\circ}\text{C}$; $N = 241$) foi significativamente superior aquela da estação seca ($\bar{x} = 32,0 \pm 2,6^{\circ}\text{C}$; $N = 144$) (ANOVA, $F_{1,383} = 73,86$; $p < 0,001$). Similarmente, as médias das temperaturas do microhabitat na estação de chuvas ($\bar{x}_{\text{ar}} = 29,5 \pm 3,0^{\circ}\text{C}$; $N = 241$; $\bar{x}_{\text{substrato}} = 38,2 \pm 4,5^{\circ}\text{C}$; $N = 241$) foram significativamente superiores as temperaturas médias do

microhabitat na estação seca ($\bar{x}_{ar} = 26,3 \pm 2,5^{\circ}\text{C}$; $\bar{x}_{substrato} = 31,9 \pm 3,8^{\circ}\text{C}$; $N = 144$) (ANOVA, $F_{1,383ar} = 14,00$; $P < 0,001$; $F_{1,383substrato} = 22,68$; $p < 0,001$). Em ambas as estações (chuva e seca) a temperatura da cloaca estava positiva e significativamente relacionada com a temperatura do ar ($r^2_{chuva} = 0,14$; $N = 241$; $p < 0,001$; $r^2_{seca} = 0,46$; $N = 144$; $p < 0,001$) (Figs 3 e 4) e com a temperatura do substrato ($r^2_{chuva} = 0,53$; $N = 241$; $p < 0,001$; $r^2_{seca} = 0,58$; $N = 144$; $p < 0,001$) (Figs 5 e 6). Contudo, a Análise de Regressão Múltipla entre a temperatura da cloaca e as temperaturas do microhabitat mostrou que na estação de chuvas a temperatura do substrato explicou uma parte adicional da temperatura dos lagartos ($t = 14,3$; $p < 0,001$) após retirado o efeito da temperatura do substrato ($t = 1,73$; $p = 0,084$) (Regressão múltipla, $R_{múltiplo} = 0,73$; $F_{2,238} = 137,3$; $p = 0,000$). Esta mesma análise mostrou que na estação seca nenhuma das duas temperaturas do microhabitat (ar e substrato) explicou qualquer parte adicional da temperatura dos lagartos após retirado o efeito da outra temperatura (Regressão Múltipla, $R_{múltiplo} = 0,77$; $F_{2,141} = 168,2$; $p = 0,000$).

A média das temperaturas do substrato foram sempre superiores às do ar no período equivalente do dia (Fig 7).

A temperatura corporal de Liolaemus lutzae variou ao longo do dia em todos os trimestres estudados (Fig 7). Os lagartos possuíam as menores temperaturas cloacais no início da atividade, mas essa temperatura aumentou sucessivamente até atingir valores máximos entre 11:00 e 12:00 hs, a partir de quando tendeu a diminuir (Fig 7). As maiores variâncias na temperatura corporal em geral ocorreram pela manhã (entre 07:00 e

09:00 hs)(Fig 7).

A temperatura cloacal dos machos ($\bar{x} = 33,1 \pm 2,5^{\circ}\text{C}$; $N = 187$) não diferiu significativamente da das fêmeas ($\bar{x} = 33,4 \pm 2,6^{\circ}\text{C}$; $N = 198$) (ANOVA, $F_{1,383} = 1,614$; $p = 0,205$).

As observações no campo mostraram que os lagartos ao iniciarem a atividade, após saírem de suas tocas, em geral permanecem enterrados próximo a abertura destas, mantendo apenas a cabeça desenterrada, exposta ao sol. Permanecem nessa posição por aproximadamente 30 min ($\bar{x} = 30,4 \pm 8,7$ min; $n = 11$) após o que, em geral, se deslocam para baixo de algum detrito ou vegetação ou, mais raramente, para sobre um detrito. Sobre estes últimos permanecem com o dorso exposto ao sol e as patas estendidas de forma a que a região ventral do corpo fique em contato com o substrato em que se encontram.

DISCUSSÃO

A temperatura corporal de Liolaemus lutzae em Barra de Maricá ($33,3 \pm 2,6^{\circ}\text{C}$) é similar a de várias espécies do gênero Liolaemus estudadas em regiões áridas do Chile (Fuentes e Jaksic, 1979). Alguns estudos (Brattstrom, 1965; Licht et al. 1966) mostraram que espécies de lagartos próximas taxonomicamente, tendem a possuir temperaturas corporais similares mesmo vivendo em habitats distintos. A temperatura corporal descrita para várias espécies do gênero Liolaemus é em geral de $33,0$ a $37,0^{\circ}\text{C}$ (Fuentes e Jaksic, 1979), embora em alguns casos espécies vivendo em habitats com temperaturas ambientais acentuadamente baixas como L. magellanicus no extremo Sul da América do Sul (Terra do

Fogo) possam ter temperatura crítica também mais baixas (e.g. L. magellanicus = $27,0 \pm 0,7^{\circ}\text{C}$) (Jaksic e Schwenk, 1983). Fuentes e Jaksic (1979) compararam a temperatura corporal de populações de três espécies de Liolaemus vivendo em habitats na costa com a temperatura corporal dos respectivos coespecíficos vivendo em habitats do interior do Chile e encontraram que as populações da costa possuem em média, temperatura corporal significativamente mais baixas ($33,0$ a $34,0^{\circ}\text{C}$) do que as de habitats do interior ($35,0$ a $37,0^{\circ}\text{C}$). Estes autores sugeriram que estas diferenças estariam relacionadas com as temperaturas ambientais mais amenas e com ventos constantes, características às áreas costeiras, que promoveriam perda constante de calor do animal. Liolaemus lutzae é uma espécie de lagarto de áreas de dunas costeiras sujeitas a constantes regimes de ventos (Franco et al., 1984) e sua temperatura corporal no presente estudo aproxima-se mais das espécies descritas para a costa do que as do interior do estudo de Fuentes e Jaksic (1979). Como o tipo de habitat utilizado por um lagarto é também um importante fator influenciando sua temperatura corporal (Pianka, 1977), é provável que algumas características do habitat costeiro em Barra de Maricá (área aberta, ventos constantes) produzam essas similaridades.

Além da proximidade filogenética, outros fatores importantes da história de vida de um lagarto como padrão de forrageamento, tempo e extensão da atividade no habitat, tipo de habitat também influenciam a temperatura e espectro de regulação de temperatura corporal de lagartos (Pianka, 1977; Pianka et al., 1979; Bowker, 1984; Bowker et al., 1986; Magnusson et al., 1985). A temperatura corporal de L. lutzae é relativamente baixa e com

considerável variação, se comparada com a de outros lagartos de áreas áridas, especialmente lagartos forrageadores ativos (veja Pianka, 1977; Pianka, 1986; Magnusson et al., 1985). Algumas generalizações relacionando o horário de atividade e a temperatura corporal têm sugerido que as espécies que emergem cedo em um habitat e que permanecem ativas por períodos mais longos de tempo, tendem a possuir temperatura corporal mais baixa e mais variável do que espécies simpátricas iniciando atividade mais tarde e permanecendo ativas por período mais curto de tempo (Pianka, 1977; Pianka et al., 1979). Adicionalmente, estudos recentes (Bowker, 1984; Bowker et al., 1986; Magnusson et al., 1985; Bergallo & Rocha, submetido) mostraram que a temperatura corporal de lagartos forrageadores ativos tende a ser, em média, mais elevada do que a de forrageadores sedentários simpátricos. Em Barra de Maricá, L. lutzae é uma das primeiras espécies de lagarto diurnas a iniciar atividade (entre 06:00 h e 07:00 h), permanecendo ativo por prolongados períodos do dia (em geral até pelo menos 16:00 h) (Araújo, 1984; Rocha, 1988). Além disso, L. lutzae é uma espécie de lagarto onívora, alimentando-se de folhas e flores de algumas das plantas da área de praia e de artrópodos (Rocha, 1989; veja também o capítulo 3). Em relação aos artrópodos, L. lutzae é um forrageador sedentário, movimentando-se muito pouco e caçando as presas por espreita (Araújo, 1984; Rocha, 1989). Em Barra de Maricá, as espécies que iniciam atividade mais tarde e permanecem ativas por período de tempo comparativamente menor (Cnemidophorus ocellifer e Ameiva ameiva, ambos teídeos)(Araújo, 1984), possuem temperatura

ecrítica bem mais elevada e menos variável (*C. ocellifer* = $38,8 \pm 1,6^{\circ}\text{C}$; *A. ameiva* = $37,8 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$) (Rocha et al., em preparação) que a de *L. lutzae* e são espécies forrageadoras ativas (Araújo, 1984). Embora parte dos padrões termais de *L. lutzae* devam refletir afinidades filogenéticas do gênero *Liolaemus*, a considerável variação na sua temperatura corporal e a temperatura ecrítica relativamente baixa parecem em parte refletir a interação entre os padrões térmicos do ambiente local, o padrão de atividade e o modo de forrageamento da espécie.

Os dados sugerem que a temperatura do ar, a do substrato e o calor da radiação direta do sol na área de praia em Barra de Maricá constituem três fontes de calor influenciando a temperatura corporal de *L. lutzae*. A importância relativa dessas fontes de calor varia de acordo com o período do dia ou sazonalmente. Embora no presente estudo não tenha sido possível a medição do calor da radiação do sol, evidências indiretas no campo mostraram sua importância para o lagarto. As observações no campo indicaram que no período imediatamente após *L. lutzae* iniciar atividade, o calor da irradiação direta do sol sobre a cabeça do lagarto (que permanece enterrado) constitui importante fonte de calor para a sua termorregulação. Alguns lagartos de desertos Norte Americanos possuem comportamento similar ao observado em *L. lutzae*, em que, de manhã cedo expõem apenas a cabeça ao sol, enquanto o resto do corpo permanece enterrado na areia até que a temperatura corporal do lagarto atinja um nível suficiente para a atividade (Bogert, 1968). Provavelmente, a principal importância da radiação direta do sol como fonte de calor de manhã cedo, está em promover o aquecimento rápido do

corpo, em um momento em que o animal possui baixa temperatura corporal (consequentemente baixo nível metabólico) e está supostamente mais susceptível a predadores. Contudo, com exceção ao período inicial da manhã, a exposição ao sol para aquecimento não foi um comportamento observado com frequência em L. lutzae. Isto provavelmente resulta do fato de que a exposição em uma área aberta como a de praia oferece riscos à sobrevivência (veja capítulo 5) e o comportamento críptico ao longo da atividade (Rocha, 1988) deve diminuir estes riscos. Além disso, Rocha (1988) mostrou que fora do abrigo sob os detritos ou vegetação herbácea, a temperatura da areia nua atinge durante grande parte do dia valores bastante elevados (45-55°C) que podem ser letais a lagartos (Bogert, 1968).

Em ambas as estações do ano a temperatura corporal dos lagartos estava significativamente relacionada com as temperaturas do microhabitat (temperaturas do ar e do substrato). Contudo, a temperatura do substrato explicou sempre maior porção da variação na temperatura corporal dos lagartos (53% na estação de chuvas e 58% na estação seca) do que a temperatura do ar (14% na estação de chuvas e 46% na estação seca). Os dados indicam que no verão a temperatura do substrato é uma fonte de calor mais importante na termorregulação de L. lutzae que a temperatura do ar. Liolaemus lutzae é um lagarto que permanece grande parte de seu período de atividade enterrado (ou parcialmente) na areia sob detritos (Araújo, 1984; Rocha, 1988), mantendo sempre grande porção do corpo em contato com a areia (Rocha, 1991), que neste microhabitat possui temperaturas relativamente mais baixas (30 -

38°C) do que as da areia nua exposta ao sol (aproximadamente 50°C)(veja Rocha, 1988). Além disso, ao longo de todo o ano as médias da temperatura do substrato (areia no microhabitat) ao longo do dia são sempre mais elevadas do que as médias do ar no momento equivalente. Isto resulta em que, no verão, a defasagem entre a temperatura corporal do lagarto e a do ar seja consideravelmente maior do que entre a temperatura corporal do lagarto e a do substrato. Assim, em um animal cuja temperatura crítica está sempre acima da do ar e que deve evitar os riscos de predação ao se expor ao sol em uma área aberta, como a de praia, uma exposição prolongada do lagarto a temperaturas do ar promoveria perda constante de calor.

Os dados sugerem que a importância relativa das fontes de calor muda sazonalmente. O fato de que na estação seca (inverno) nenhuma das duas fontes de calor medidas (ar e substrato) ter explicado parte adicional da temperatura corporal dos lagartos após retirado o efeito da outra fonte, sugere que as duas atuem sinergicamente. Isto provavelmente resulta do fato de que durante o inverno as diferenças entre as duas fontes de calor são menores do que no verão (estação de chuvas).

A temperatura crítica e o espectro de regulação de temperatura corporal de L. lutzae variaram sazonalmente. Embora haja uma vasta literatura sobre a termorregulação em répteis, muito pouco tem sido demonstrado sobre as variações sazonais que podem ocorrer nos padrões termais (Christian et al., 1983). Alguns estudos no campo mostraram que a temperatura crítica de lagartos pode mudar sazonalmente e que esta mudança pode ser influenciada por variações nas fontes de calor ambiental (Mayhew,

1963; McGinnis, 1966; Mayhew & Weintraub, 1971; Pianka, 1971; Huey et al., 1977). Por outro lado, a temperatura crítica ou o ótimo térmico podem mudar em função das diferentes atividades. O amadurecimento das gônadas, que constitui fase de maior assimilação, ou diferentes dietas podem ser causas alternativas (Huey, 1982). Em algumas espécies do gênero Liolaemus de altitude, as baixas temperaturas ambientais reduzem a taxa de desenvolvimento dos embriões (Leyton et al., 1982). Liolaemus lutzae possui uma estação reprodutiva definida de setembro a março, com grande parte de sua atividade reprodutiva ocorrendo durante o verão (Rocha, 1992), quando sua temperatura corporal é mais elevada. Assim, alternativamente, as mudanças térmicas observadas em L. lutzae poderiam estar mais relacionadas com outros atributos de ordem biológica e menos com a disponibilidade térmica do ambiente, uma hipótese a ser testada.

Na área de praia em Barra de Maricá, as temperaturas do microhabitat variaram significativamente entre as estações, sendo mais elevadas na estação de chuvas (verão) do que na estação seca (inverno). Similarmente a temperatura crítica de L. lutzae foi maior na estação chuvosa do que na seca. A aclimação é um processo pelo qual algumas mudanças fisiológicas são produzidas em organismos como resposta a condições climáticas naturais, podendo ser este ajuste em relação a dois ou mais fatores ambientais (Hutchison & Maness, 1979). Os dados sugerem que as mudanças sazonais na temperatura crítica e espectro de regulação de temperatura corporal de L. lutzae refletem as mudanças sazonais nas temperaturas do microhabitat que constituem fonte de

calor para sua termorregulação.

Concluo que Liolaemus lutzae é um lagarto tigmotérmico e heliotérmico, que possui temperatura corporal similar a de outras espécies do gênero, especialmente aquelas vivendo em habitats costeiros da América do Sul e que a temperatura do substrato constitui importante fonte de regulação da temperatura corporal do lagarto, a qual pode mudar sazonalmente, aparentemente refletindo as mudanças sazonais nas temperaturas do habitat. A influência da temperatura do substrato parece resultar do comportamento criptico deste lagarto de permanecer enterrado grande parte de seu período de atividade.

Agradecimentos - Este estudo é parte de uma Tese submetida como pré-requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia) do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Agradeço ao meu orientador A.S. Abe pelo apoio de sempre e a vários colegas que em diferentes ocasiões me auxiliaram durante o trabalho de campo mas, especialmente a H.G. Bergallo, M. Van Sluys, P.R. Moutinho, C.B.A. Ramos, F. Vale e R. Fialho. H.G. Bergallo e A.S. Abe apoiaram diversos aspectos ao longo do estudo. Augusto S. Abe, C. Haddad, W. R. Silva, I. Sazima, M. Van Sluys e H.G. Bergallo revisaram o manuscrito oferecendo valiosas sugestões. Pedro F.P. Teixeira-Filho gentilmente desenhou algumas das figuras deste manuscrito. Agradeço especialmente à Sub-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa e à Comissão de Apoio ao Docente da Universidade do Estado do Rio de Janeiro pelo apoio econômico e logístico para as excursões de campo. Este estudo foi

parcialmente subvencionado com bolsa (Processo No. 840 240 89-9) do Conselho Nacional do desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq.

LITERATURA CITADA

- Araújo, A.F.B. 1984. Padrões de divisão de recursos em uma comunidade de lagartos de restinga. In: Restingas: Origem, estrutura, processos. L.D. Lacerda; D.S.D. Araújo; R. Cerqueira e B. Turcq (Orgs.), CEUFF, Niterói, 477 pp.
- Bergallo, H.G. & Rocha, C.F.D. Submetido. Spatial, temporal, trophic and thermal patterns of two sympatric lizards (Tropidurus torquatus and Cnemidophorus ocellifer) with different foraging tactics.
- Bogert, C.M. 1948. Thermoregulation in reptiles: a factor in evolution. *Evolution*, 3:195-211.
- Bogert, C.M. 1968. How reptiles regulate their body temperatures. In: *Vertebrate adaptations* (Readings from *Scientific American*), p 213-221, W.H. Freeman, San Francisco.
- Bowker, R.G. 1984. Precision of thermoregulation of some African lizards. *Physiol. Zool.*, 57:401-412.
- Bowker, R.G.; Damschroder, S.; Sweet, A.M. & Anderson, D.K. 1986. Thermoregulatory behavior of the North American lizards Cnemidophorus velox and Sceloporus undulatus. *Amphibia-Reptilia*, 7:335-346.
- Brattstrom, B.H. 1965. Body temperatures of reptiles. *Amer. Midl. Nat.*, 73:376-422.

- Christian, K.; Tracy, C.R. & Porter, W.P. 1983. Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (Conolophus pallidus). *Ecology*, 64(3):463-468.
- Franco, A.C.; Valeriano, D.M.; Santos, F.M.; Hay, J.D.; Henriques, R.P.B. & Medeiros, R.A. 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga da Barra de Maricá. In: Restingas: Origem, estrutura, processos. L.D. Lacerda; D.S.D. Araújo; R. Cerqueira e B. Turcq (Orgs.), CEUFF, Niterói, 477 pp.
- Fuentes, E.R. & Jaksic, F.M. 1979. Activity temperatures of eight Liolaemus (Iguanidae) species in central Chile. *Copeia*, 1979:546-548.
- Gasnier, T.R., Magnusson, W.E. & Lima, A.P. no prelo. Activity and diet of four sympatric lizard species in a tropical rainforest. An. II Congr. Latinoamericano de herpetologia.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology and ecology of reptiles. em: C. Gans (ed.). *Biology of the Reptilia*, Physiology C, Vol. 12.
- Huey, R.B. & Pianka, E.R. 1983. Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap. In: *Lizard ecology: studies on a model organism* (R.B. Huey; E.R. Pianka & T.W. Schoener, eds.), p. 281-290, Harvard University Press.
- Huey, R.B.; Pianka, E.R. & Hoffman, J.A. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, 58:1066-1075.
- Hutchison, V.H. & Maness, J.D. 1979. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. *Amer. Zool.*, 19:367-384.

- Jaksic, F.M. & Schwenk, K. 1983. Natural history observations on Liolaemus magellanicus, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica*, 39:457-461.
- Leyton, V., Veloso, A. & Bustos-Obregon, E. 1982. Modalidad reproductiva y actividad ciclica gonadal en lagartos ^{igu}anidos de distintos pisos altitudinales del interior de Arica (Lat. 18-10'S). em A. Veloso e E. Bustos-Obregon (eds.), *El hombre y los Ecosistemas de montaña 1: La vegetacion y los vertebrados ectotérmicos del transecto Arica-Lago chungará*, pp 293-301. Volumen de sintesis, Proyecto MAB-6 Unep/Unesco 1105-77-01, Montevideo, Uruguay.
- Licht, P.W.; Dawson, R.; Shoemaker, V.H. & Main, A.R. 1966. Observations on the thermal relation of western Australian lizards. *Copeia*, 1966:97-110.
- Magnusson, W.E.; Paiva, L.J.; Rocha, R.M.; Franke, C.R.; Kasper, L.A. & Lima, A.P. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. *Herpetologica*, 41:324-332.
- Mayhew, W.N. 1963. Temperature preferences of Sceloporus orcutti. *Herpetologica*, 18:217-233.
- Mayhew, W.N. & Weintraub, J.D. 1971. Possible acclimatization in the lizard Sceloporus orcutti. *J. Physiol.*, 63:336-340.
- Mc Ginnis, S.M. 1966. Sceloporus occidentalis: preferred body temperature of the western fence lizard. *Science*, 152:1090-1091.
- Nimer, F. 1972. *Climatologia da região sudeste do Brasil - Introdução a climatologia dinâmica - Subsídios a geografia regional do Brasil*. *Rev. Bras. Geogr.*, 34:3-48.

- Nimer, F. 1979. Climatologia do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro, 422 pp.
- Patterson, J.W. & Davies, M.C. 1978. Preferred body temperature: seasonal and sexual differences in the lizard Lacerta vivipara. J. Therm. Biol., 3:39-41.
- Pianka, E.R., 1971. Ecology of the agamid lizard Amphibolurus isolepis in Western Australia. Copeia, 1971:527-536.
- Pianka, E.R. 1977. Reptilian species diversity. In: Biology of Reptilia (C. Gans & D.W. Tinkle, eds.), pp. 1-34, Academic Press, New York.
- Pianka, E.R. 1979. Diversity and niche structure in desert communities. In: Arid-land ecosystems: structure, function and management (R. Perry & D. Goodall, eds.), pp. 321-341, Cambridge University Press, London.
- Pianka, E.R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princenton University Press, New Jersey, 208 pp.
- Pianka, E.R.; Huey, R.B. & Lawlor, L. R. 1979. Niche segregation in desert lizards. In: Analysis of ecological systems (D.J. Horn; R.D. Mitchell & G.R. Stains, eds.), pp. 67-115, Ohio State University, Columbus.
- Rocha, C.F.D. 1988. Ritmo de atividade e microclimatologia do habitat de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae). Anais Sem. Reg. Ecol. São Carlos, VI: 269-281.
- Rocha, C.F.D. 1989. Diet of a tropical lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. J. Herpetol., 23:292-294.
- Rocha, C.F.D. 1991. Composição do habitat e uso do espaço por Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil. Rev. Bras. Biol., 51(4): no

prelo.

- Rocha, C.F.D. 1992. Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. J. Herpetol., 26:17-23.
- Rocha, C.F.D. & Bergallo, H.G. 1990. Thermal biology and flight distance of Tropidurus oreadicus (Sauria: Iguanidae) in an area of Amazonian Brazil. Ethol. Ecol. Evol., 2:263-268.
- Silva, J.G. & Somner, G.V. 1984. A vegetação de restinga na Barra de Maricá, R.J. In: Restingas: Origem, estrutura, processos. L.D. Lacerda; D.S.D. Araújo; R. Cerqueira e B. Turcq (Orgs.), CEUFF, Niterói, 477 pp.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, 718 pp.

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1 - Médias das temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) tomadas ao nível do solo (a), a 5 cm (b), a 10 cm (c) e a 15 cm (d) de profundidade na área de praia da Restinga da Barra de Maricá. Figura extraída de Rocha (1988).

Figura 2 - (a) Médias das temperaturas do substrato ($^{\circ}\text{C}$) e do ar ($^{\circ}\text{C}$) no microhabitat de Liolaemus lutzae na Restinga da Barra de Maricá e (b) Médias (linhas horizontais), desvios padrões (barras verticais) e amplitudes (linhas verticais) das temperaturas corporais ($^{\circ}\text{C}$) de Liolaemus lutzae ao longo de diferentes trimestres do ano na Restinga da Barra de Maricá. Os números entre parêntesis indicam o tamanho da amostra. DJF = Trimestre dezembro a fevereiro; MAM = março a maio; JJa = junho a agosto e SON = setembro a novembro.

Figura 3 - Relação entre a temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) e a temperatura cloacal ($^{\circ}\text{C}$) de Liolaemus lutzae durante a estação de chuvas (verão) na Restinga da Barra de Maricá ($r^2 = 0,14$; $N = 241$; $p < 0,001$).

Figura 4 - Relação entre a temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) e a temperatura cloacal ($^{\circ}\text{C}$) de Liolaemus lutzae durante a estação seca (inverno) na Restinga da Barra de Maricá ($r^2 = 0,46$; $N = 144$; $p < 0,001$).

Figura 5 - Relação entre a temperatura do substrato ($^{\circ}\text{C}$) e a temperatura cloacal ($^{\circ}\text{C}$) de Liolaemus lutzae durante a estação de chuvas (verão) na Restinga da Barra de Maricá ($r^2 = 0,53$; $N = 241$; $p < 0,001$).

Figura 6 - Relação entre a temperatura do substrato ($^{\circ}\text{C}$) e a temperatura cloacal ($^{\circ}\text{C}$) de Liolaemus lutzae durante a estação seca (inverno) na Restinga da Barra de Maricá ($r^2 = 0,58$; $N = 144$; $p < 0,001$).

Figura 7 - Variação da temperatura do microhabitat e cloacal de Liolaemus lutzae ao longo do período de atividade em diferentes trimestres do ano no habitat de praia da Restinga da Barra de Maricá. As linhas horizontais, as barras verticais e as linhas verticais representam respectivamente a média, o desvio padrão e a amplitude. Os números entre parêntesis indicam o tamanho da amostra. DJF = Trimestre dezembro a fevereiro; MAM = março a maio; JJA = junho a agosto e SON = setembro a novembro.

FIG 1

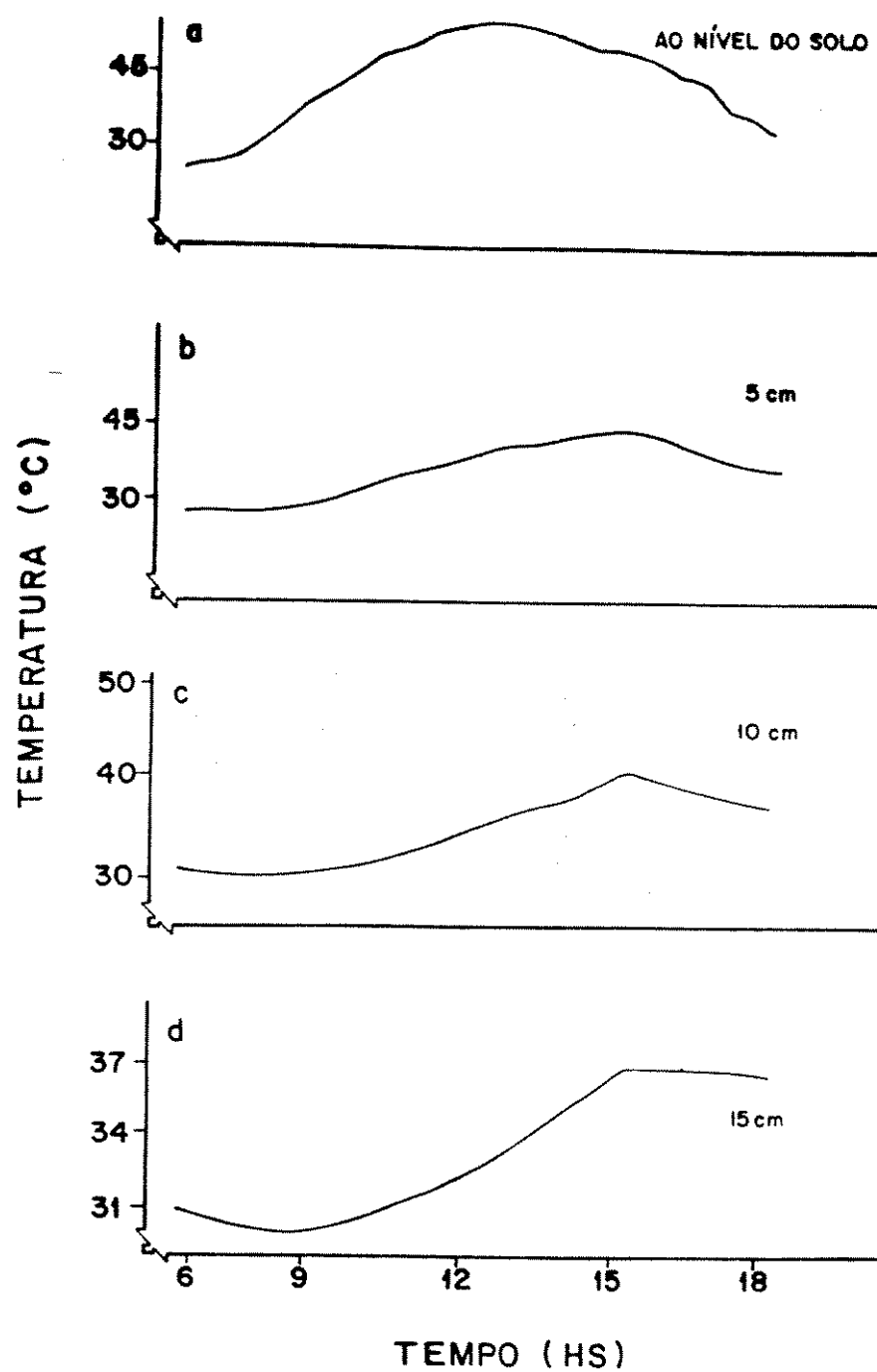


Fig 2

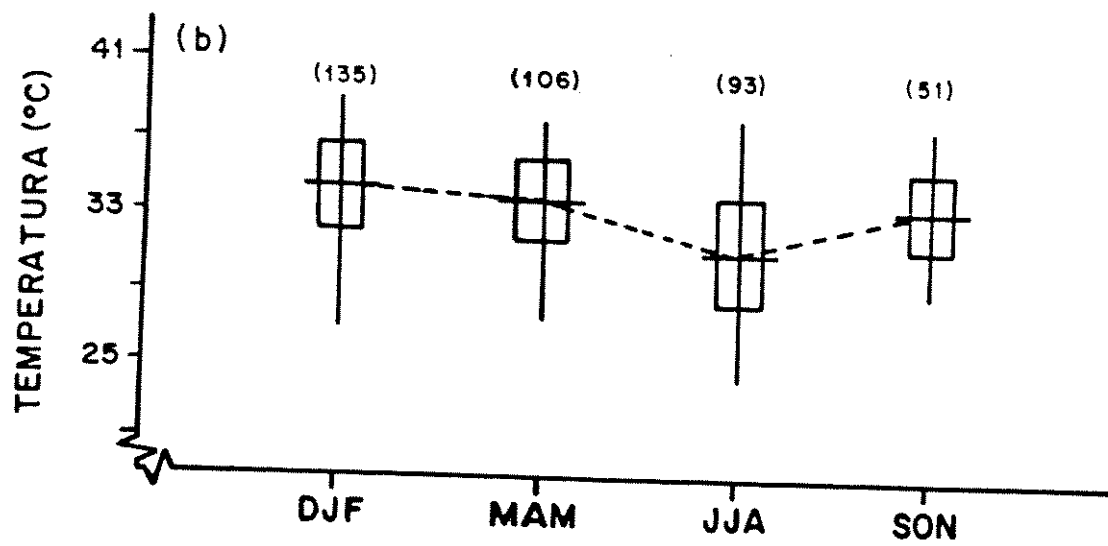
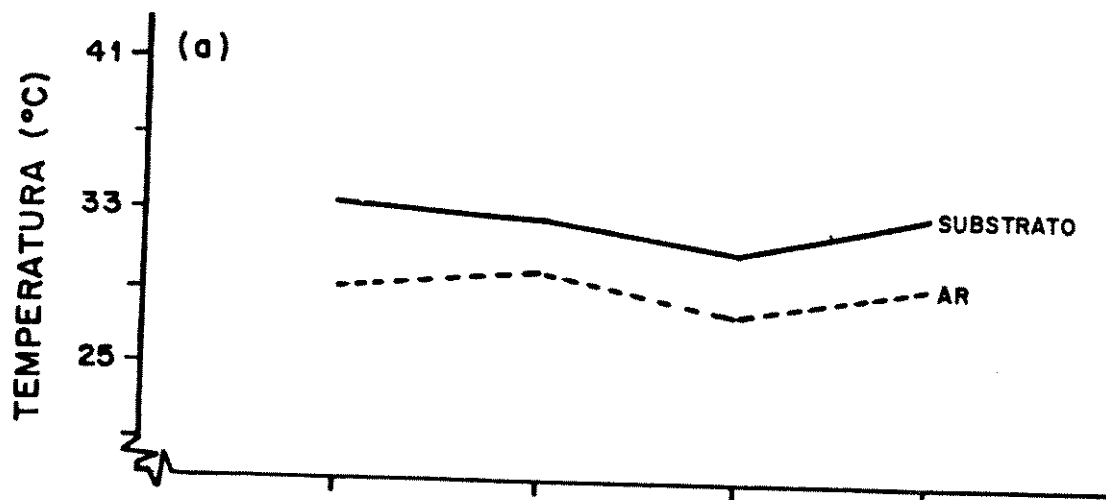
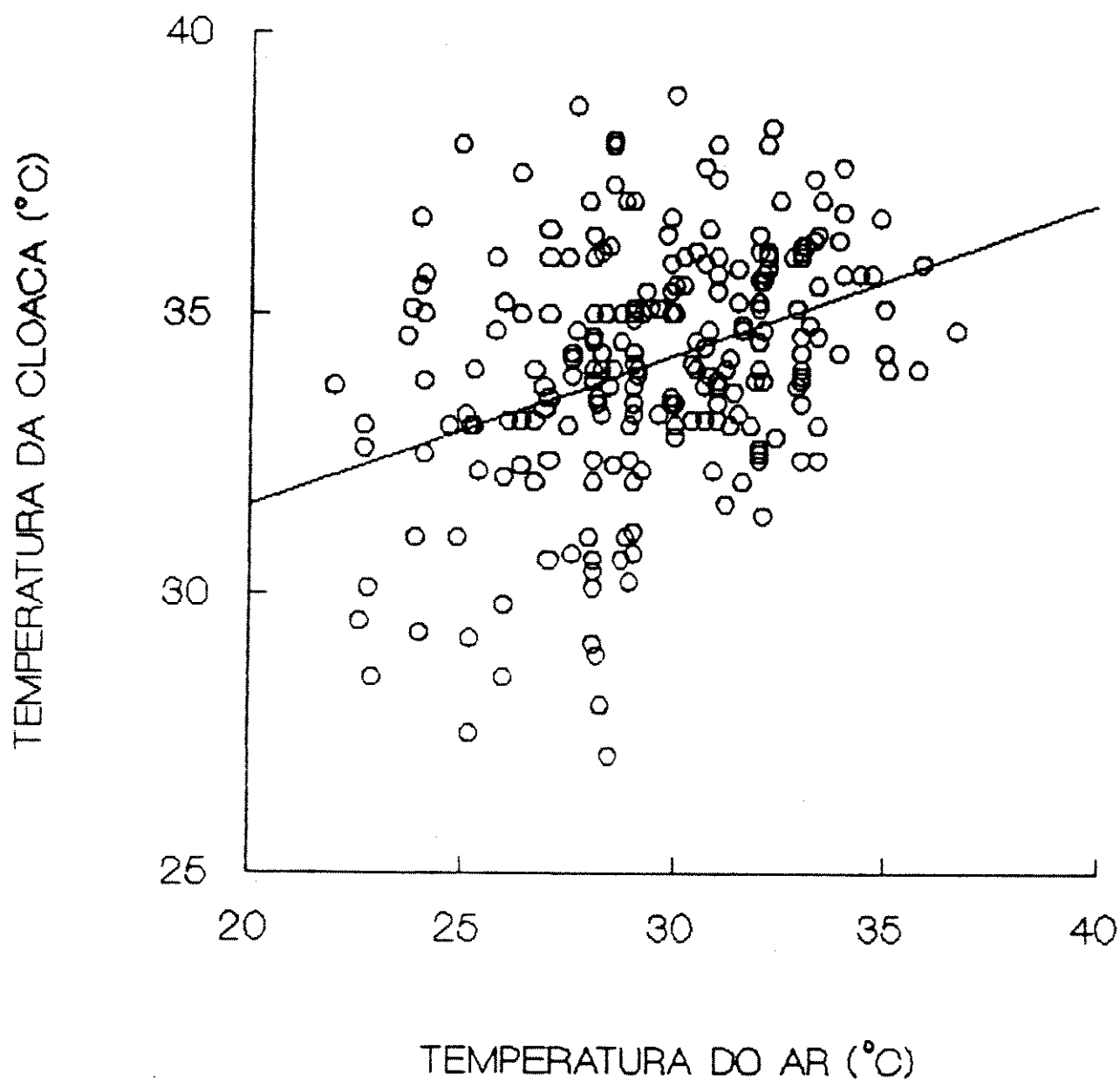


Fig 3



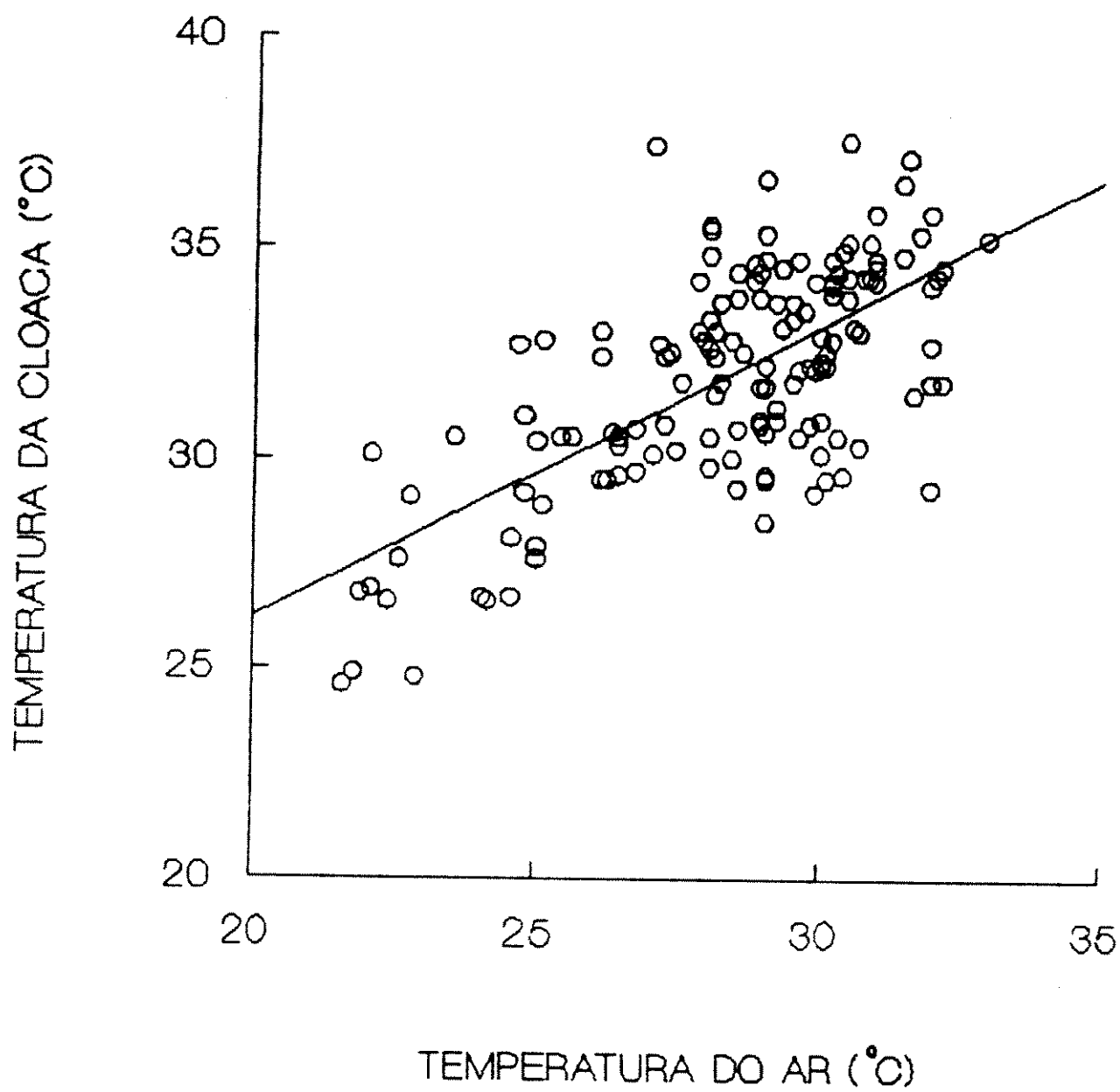


Fig 5

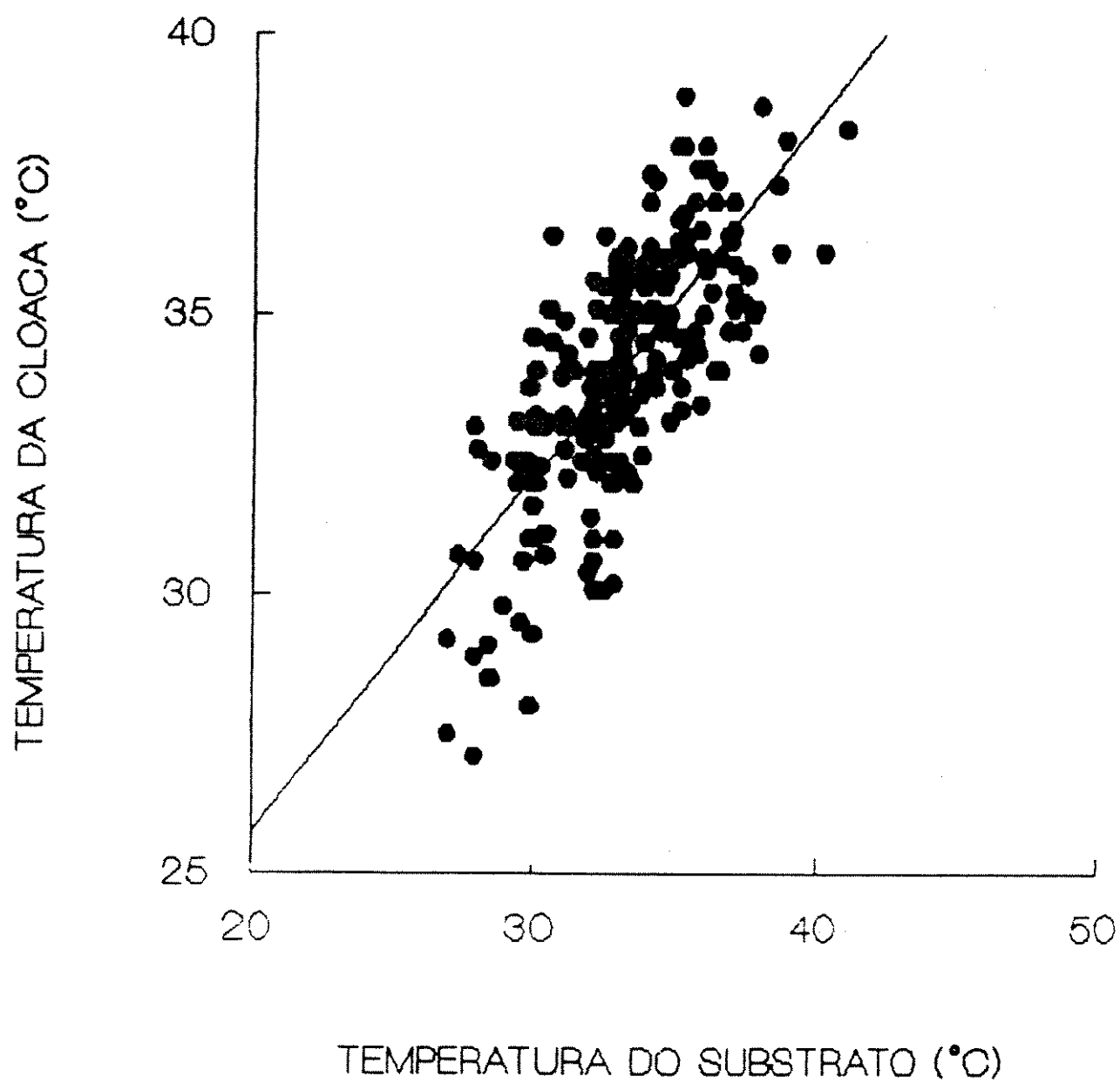


FIG 6

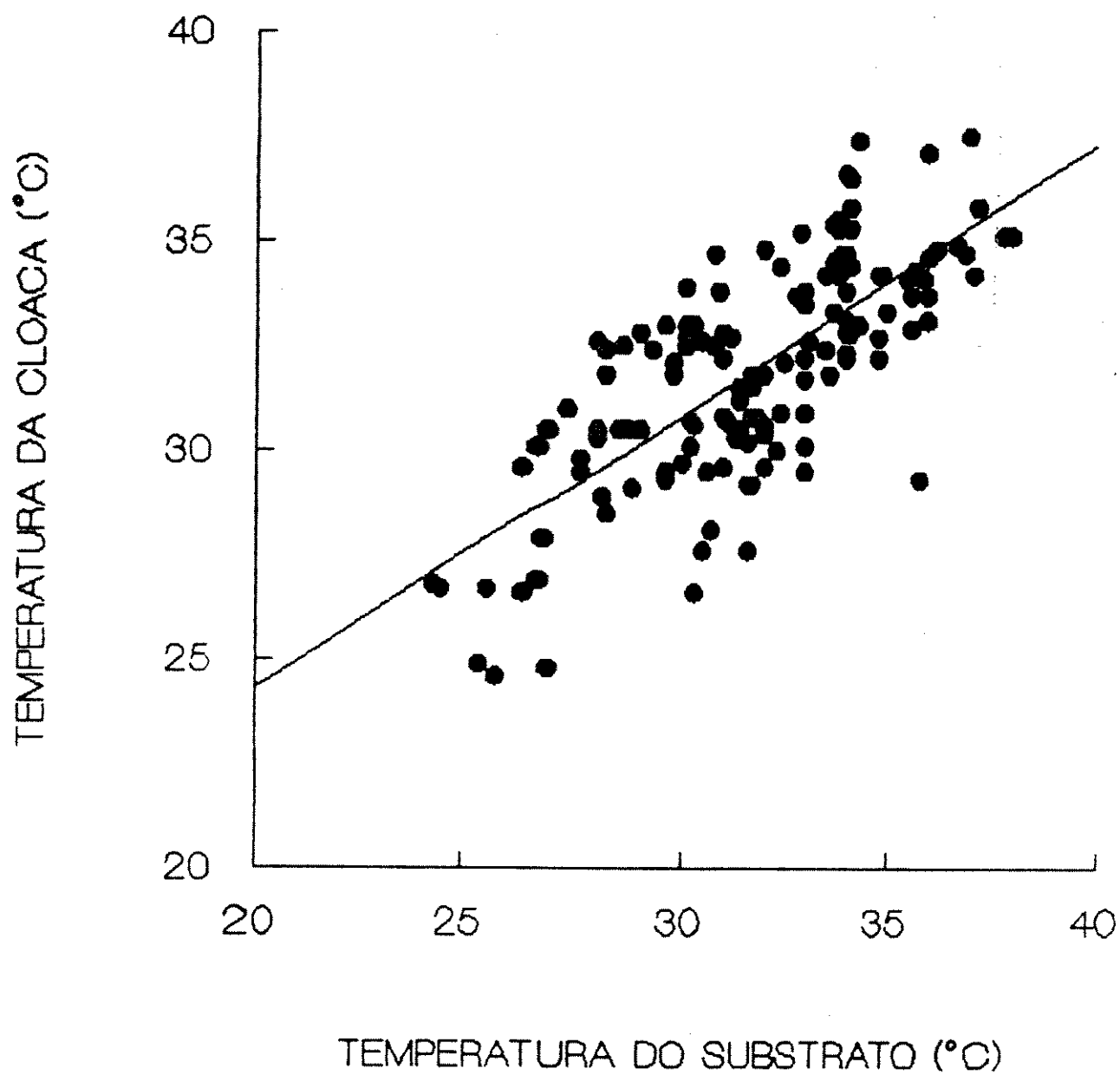
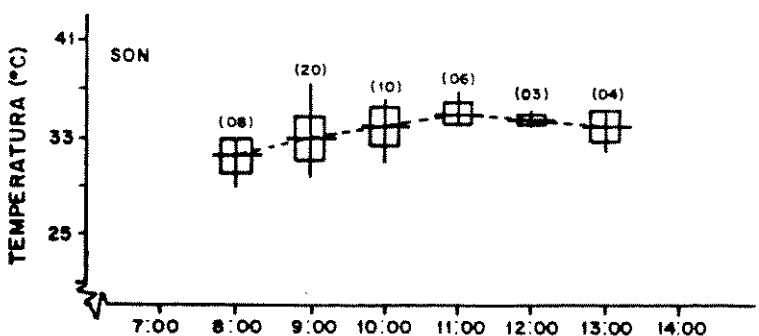
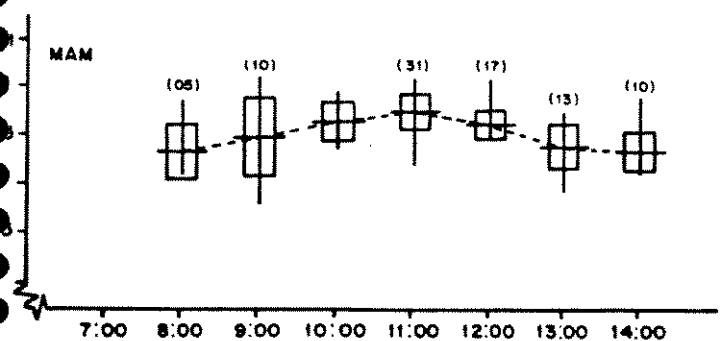
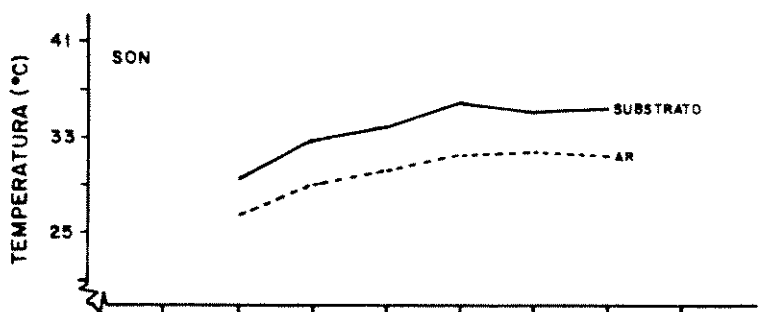
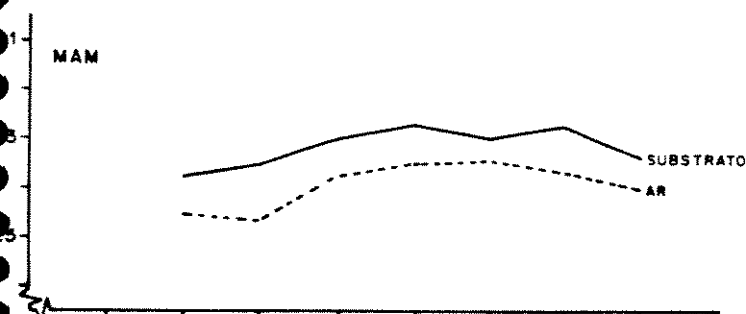
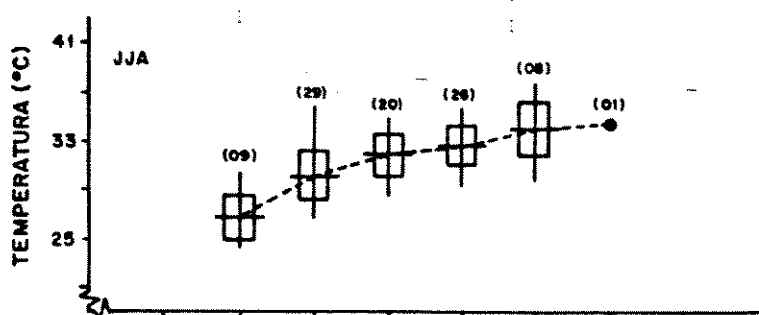
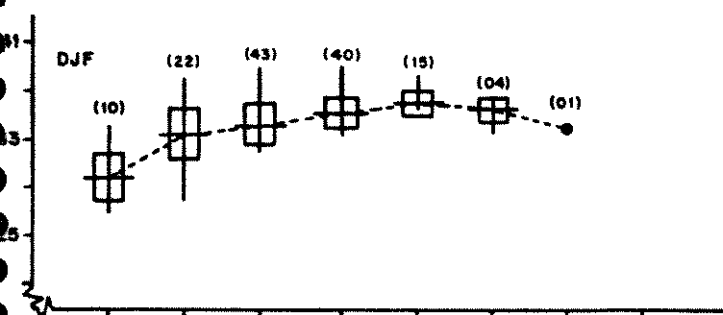
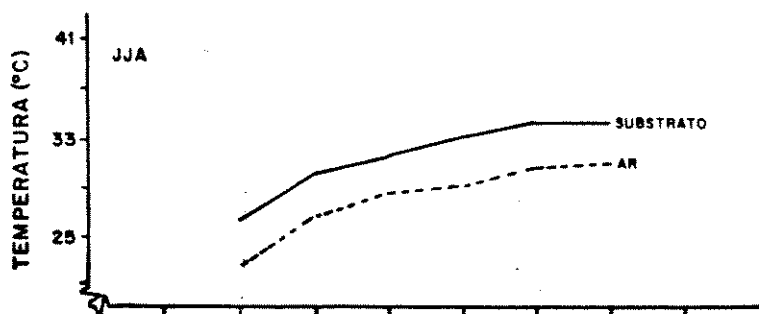
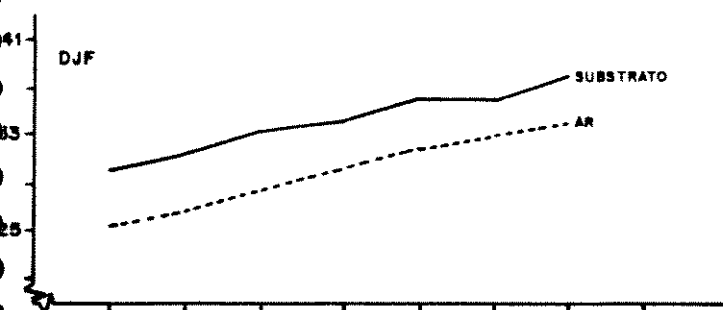


FIG 7



CAPITULO 3

Grau de herbivoria e variação ontogenética e sazonal na dieta
do lagarto Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae)

Carlos Frederico Duarte da Rocha

Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, Instituto de
Biologia, Universidade Estadual de Campinas, CP 6109, 13081,
Campinas, São Paulo, Brasil.

Título abreviado: Variação ontogenética e sazonal na dieta de
lagarto tropical.

Palavras-chave: Réptil, dieta, herbivoria, canibalismo, Vegetação
de restinga, habitat de praia.

RESUMO

A variação sazonal e ontogenética, o grau de herbivoria e a seletividade no consumo vegetal foram estudados na dieta do lagarto tropidurídeo Liolaemus lutzae no habitat de praia da restinga da Barra de Maricá no Rio de Janeiro. Os dados mostraram que L. lutzae possui uma dieta generalizada, que inclui tanto artrópodos quanto folhas (Alternanthera maritima, Phylloxerus portulacoides, Ipomoea litoralis e L. pes-caprae) e flores (I. litoralis) de apenas quatro das dezesseis espécies de plantas ocorrentes no habitat de praia. A composição da dieta variou sazonalmente mas, em ambas as estações (chuva e seca) o lagarto tendeu a consumir os artrópodos em proporções semelhantes às disponíveis no habitat. As proporções de flores de I. litoralis no estômago dos lagartos ao longo do ano em geral refletiram a abundância de flores no habitat, indicando que as flores dessa planta são consumidas oportunisticamente. Em ambos os sexos de L. lutzae ocorre uma variação ontogenética na dieta. Os animais recém eclodidos dos ovos (28,0 - 29,0 mm CRA) até um tamanho de aproximadamente 39,0 mm de CRA são exclusivamente carnívoros. Após este tamanho, a inclusão de material vegetal (folhas e flores) na dieta aumenta sucessivamente com o tamanho do lagarto. O consumo de material vegetal dos machos foi superior ao das fêmeas (ANCOVA, $F_{2,167}=92,90$; $p = 0,02$). Os dados indicaram que L. lutzae não é um folívoro generalizado e que as folhas das quatro plantas incluídas na dieta são aquelas com os maiores teores de água e nitrogênio total, elevados valores de glicídios e os mais baixos teores de fibras, sugerindo uma seletividade pelas plantas qualitativamente mais nutritivas.

INTRODUÇÃO

A composição da dieta de um lagarto pode variar de diferentes formas. Alguns estudos têm mostrado que a dieta de machos e fêmeas de algumas espécies diferem qualitativa e ou quantitativamente, sugerindo a redução da competição intersexual (Schoener, 1967) ou as diferenças morfológicas (Fitch, 1978; Schoener et al., 1982) como as principais forças ecológicas determinando estes padrões na dieta. A composição da dieta pode ainda variar temporalmente e, nesse caso, as diferenças observadas tendem a refletir a escala de tempo mais curta ou mais longa da vida do animal. Muitas espécies de lagartos possuem mudanças sazonais na composição da dieta (e.g. Pianka, 1970; Vitt & Lacher, 1981; Schoener et al., 1982) e grande parte das diferenças parece refletir a simples mudança na disponibilidade de alimento do ambiente local (Pianka, 1970; Vitt & Lacher, 1981; Pascual & Perez-Mellado, 1987; Van Sluys, 1991). As variações sazonais na dieta são comuns em espécies que vivem em habitats tropicais em que a produtividade local esteja sujeita aos ciclos de pluviosidade.

Em um período relativamente mais extenso da vida do lagarto, incluindo grande parte de seu desenvolvimento, algumas espécies possuem variação ontogenética na dieta. Nesses casos, os lagartos quando jovens são essencialmente carnívoros, mas essa condição muda com o aumento do tamanho/idade e, quando adultos, tendem a ser onívoros ou herbívoros (Wilhoft, 1958; Carey, 1966; Minton, 1966; Wiewandt, 1977; Auffenberg, 1982; Iverson, 1982; Búrquez et al., 1986; Fialho, 1988).

Liolaemus lutzae é um lagarto tropidurídeo de tamanho pequeno quando adulto (60-80 mm de comprimento rostro-anal - CRA), endêmico das áreas de praias e de dunas de restinga do litoral do Estado do Rio de Janeiro (Vanzolini & Ab'Saber, 1968; Rocha, 1985a; 1986). Em estudo preliminar sobre os hábitos alimentares de L. lutzae, Rocha (1985b; 1989a) encontrou evidências de que a proporção de material vegetal nos estômagos de adultos seria maior que nos de jovens. Este mesmo autor mostrou que L. lutzae, quando adulto, inclui considerável proporção de alimento vegetal (45-80% do volume total) na dieta (Rocha, 1989a). O consumo de alimento vegetal impõe restrições devido à baixa digestibilidade da celulose, elevada quantidade de sais, presença de componentes tóxicos e necessidade do aumento do tempo de termorregulação (Pough, 1973). Isto resulta em que alguns lagartos tendem a ser relativamente seletivos quanto às plantas que ingerem (Auffenberg, 1982; Christian et al., 1984). Esse consumo seletivo parece estar relacionado com as diferenças qualitativas (teor de proteínas, água, quantidade de fibras e glicídios), das plantas preferencialmente consumidas (Christian et al., 1984).

Desde que Liolaemus lutzae consome apenas algumas das plantas, entre as várias espécies ocorrentes no habitat de praia, seria de se esperar que aquelas incluídas na dieta sejam mais nutritivas em relação às demais. Adicionalmente, como a Restinga da Barra de Maricá é uma área que possui acentuada sazonalidade na precipitação (Nimer, 1972; 1979; Rocha 1989b; 1992), seria esperada a variação da disponibilidade de recursos alimentares (especialmente artrópodos e flores) e, conseqüentemente, da

composição da dieta de L. lutzae.

Este estudo foi conduzido para responder as seguintes questões: i) O consumo vegetal e de artrópodos varia sazonalmente?; ii) L. lutzae é seletivo quanto aos artrópodos que consome ou sua dieta reflete simplesmente a disponibilidade no ambiente? iii) A seletividade em termos de artrópodos varia entre as estações? iv) Ocorre variação ontogenética na dieta de Liolaemus lutzae? v) Este padrão ocorre para ambos os sexos? vi) A taxa de consumo vegetal difere entre os sexos? vii) Há um consumo seletivo de plantas do habitat por L. lutzae? viii) As plantas consumidas estão entre aquelas qualitativamente adequadas?

MATERIAL E METODOS

Para o desenvolvimento deste estudo utilizei os estômagos de 180 (79 machos e 101 fêmeas) Liolaemus lutzae que foram coletados entre dezembro de 1985 e dezembro de 1986 para o estudo dos padrões reprodutivos dessa espécie (Rocha, 1989a; 1990; 1992). Os lagartos foram coletados na área de praia da restinga da Barra de Maricá (22°57'S, 43°50'W) localizada aproximadamente a 38 km a leste da cidade do Rio de Janeiro. Para uma descrição detalhada da área de estudo e características do habitat de praia, veja Rocha (1988; 1991; 1992).

No laboratório, os lagartos foram dissecados, os estômagos removidos e o conteúdo destes analisado sob lupa. Os itens foram identificados e categorizados no nível taxonômico de Ordem, sempre que possível, com exceção das plantas. Para cada estômago o número de itens foi contado e cada um medido em suas

três dimensões (comprimento, largura e profundidade), usando um paquímetro (com precisão de 0,05 mm). O volume de cada item foi estimado através da multiplicação de suas três dimensões (Schoener, 1967). Adicionalmente, o comprimento rostro-anal (CRA) do lagarto foi medido com paquímetro com precisão de 0,1 mm. Para a análise da variação ontogenética na dieta, os lagartos na amostra foram divididos em cinco classes de tamanho corporal, seguindo aquelas utilizadas no estudo de Rocha (1989b): 29-39; 40-49; 50-59; 60-69; 70-80 mm de CRA. As classes utilizadas abrangem todo o espectro de tamanho da espécie (Rocha, 1989b).

Para obter um índice da abundância de artrópodos no habitat de praia em cada estação, realizei 30 amostragens (15 em cada estação) conjugando os métodos de raspagem herbácea e de coleta com aspirador entomológico (veja Southwood, 1966). Durante cada amostragem, ao longo de cinco minutos, realizei a aspiração de todos os artrópodos avistados (com tamanho igual ou superior a 2 mm) em uma área demarcada de 4 m² (2x2). Após o tempo de aspiração eu passei um puçá de pano na vegetação dentro da mesma área, realizando batimentos sucessivos e raspagem sobre a mesma. Os artrópodos coletados foram categorizados da mesma forma à utilizada na análise de conteúdo estomacal (nível taxonômico de Ordem). A relação entre a proporção do número de artrópodos em cada categoria na dieta de L. lutzae e a encontrada no ambiente foi estimada para cada estação usando a correlação por postos de Spearman (Zar, 1984). As diferenças nas distribuições dos itens componentes da dieta (com base no número

de itens) entre as estações de chuva e seca foram testadas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov para dois grupos (Siegel, 1975). Para estimar em cada estação a seletividade relativa do lagarto em relação às presas consumidas (largura do nicho alimentar - Pianka, 1973) usei o índice de diversidade de Simpson:

$$B = (\sum P_i^2)^{-1}$$

em que, P_i é a proporção de indivíduos encontrados associados à i^{th} categoria de presa (Pianka, 1973; 1986).

Os valores da frequência com que cada espécie de planta ocorre na área de praia foram obtidos no estudo de Rocha (1991) sobre a composição do habitat de L. lutzae.

O efeito do tamanho do lagarto na proporção de material vegetal (transformada para a raiz do arco-seno) no estômago foi calculado pela análise de regressão (Zar, 1984). A proporção de material vegetal nos estômagos em cada classe de tamanho foi estimada pela média da porcentagem de volume vegetal (transformada para a raiz do arco-seno) encontrada no estômago de cada lagarto da classe. As diferenças de consumo vegetal entre as sucessivas classes de tamanho corporal foram testadas pela análise de variância para um fator - ANOVA (Zar, 1984). As diferenças entre os sexos neste consumo foram testadas pela Análise de Covariância, usando o tamanho dos lagartos como covariada. Para calcular as diferenças entre as proporções de folhas e de flor consumidas pelos lagartos nas estações de chuva e seca, retirando o efeito do tamanho dos lagartos, estimei os resíduos da relação entre o tamanho dos lagartos e a porcentagem

de volume vegetal no estômago e testei as diferenças entre as médias dos resíduos de cada estação pela análise de variância para um fator (Zar, 1984).

No campo, um índice da disponibilidade de flores de Ipomoea litorallis (que é consumida pelo lagarto - veja adiante) foi obtido mensalmente pela contagem do número de plantas em floração (apresentando pelo menos uma flor) nas 30 primeiras I. litorallis encontradas ao longo de um transecto de linha na área de praia. Para testar a similaridade entre as proporções de flor consumida pelo lagarto e o índice de flor disponível em cada mês, utilizei a análise de correlação por postos de Spearman (Zar, 1984). Para testar as diferenças no consumo de flores entre as estações, usei o mesmo procedimento quanto às folhas, usando ANOVA entre os resíduos da porcentagem de flor (transformada para a raiz do arco-seno), independentes do tamanho do lagarto. A frequência com que cada espécie de planta da área de praia ocorreu na dieta de L. lutzae foi comparada com a frequência com que as respectivas espécies ocorrem no ambiente.

Adicionalmente, foram coletadas 100 gramas de folhas de cada uma das espécies de planta mais frequentes na área de praia para medição e comparação de suas composições nutritivas. Foi feita análise qualitativa da composição centesimal de umidade, teor de nitrogênio total, fibra bruta, açúcar total e taninos em cada espécie de planta. As análises foram realizadas no Centro Nacional de Pesquisa em Tecnologia Agroindustrial de Alimentos (CTAA) da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA.

RESULTADOS

Em ambas as estações a dieta de Liolaemus lutzae esteve composta de itens vegetais e animais (Tabelas 1 e 2). Contudo, as distribuições de categorias de itens alimentares consumidos diferiram significativamente entre as estações de chuva e seca (teste de Kolmogorov-Smirnov, $D_{\max} = 0,268$; $gl = 2$; $p < 0,001$) (Tabelas 1 e 2). Na estação de chuvas predominou o consumo de formigas, coleópteros (adultos e larvas), flores e folhas. Na estação seca, embora estes mesmos itens tenham predominado na composição da dieta, o consumo de formigas e de flores caiu acentuadamente, enquanto que o consumo de folhas aumentou consideravelmente (Tabelas 1 e 2).

Dois machos adultos de L. lutzae (67,2 e 67,6 mm de CRA) tinham coespecíficos em seus estômagos. Nas duas ocasiões os coespecíficos predados eram jovens (29,0 e 30,0 mm CRA) e as predações (14 de janeiro e 18 de fevereiro, respectivamente) ocorreram durante a estação de chuvas. Um dos estômagos estava inteiramente ocupado por um jovem e o outro tinha um jovem parcialmente digerido junto com outras presas.

A Tabela 3 mostra as estimativas das distribuições de artrópodos disponíveis no habitat de praia em cada estação do ano. A densidade de artrópodos na estação seca ($\bar{x} = 2,1$ artrópodos m^2) foi acentuadamente menor, correspondendo a apenas 39,7 % da estimada para a estação de chuvas ($\bar{x} = 5,4$ artrópodos m^2) (Tabela 3). Em ambas as estações as proporções das categorias de artrópodos consumidos pelos lagartos estavam significativamente relacionadas com a disponibilidade das

respectivas categorias de presas estimadas no ambiente, embora esta relação tenha sido mais forte na estação seca (correlação por postos de Spearman, $r_s = 0,87$; $N = 13$; $p < 0,001$) que na estação chuvosa ($r_s = 0,62$; $N = 18$; $p < 0,01$).

Apenas quatro plantas foram consumidas pelos lagartos: Phylloxerus portulacoides, Alternanthera maritima (Amaranthaceae), Ipomoea litoralis e I. pes-caprae (Convolvulaceae). Em geral cada estômago continha material de apenas uma ou duas espécies de planta. A Tabela 4 mostra a frequência com que estas plantas ocorreram no estômago de L. lutzae e a frequência de ocorrência de 13 plantas do habitat de praia em Barra de Maricá. As únicas quatro espécies de planta consumidas pelos lagartos, em geral não corresponderam às mais frequentes no habitat (Tabela 4). A Figura 1 mostra as médias mensais dos resíduos do consumo de folha e flor independentes do tamanho do lagarto e as proporções estimadas de flores de I. litoralis no ambiente ao longo do período estudado. A média dos resíduos do volume vegetal consumido independente do tamanho dos lagartos variou ao longo do ano, sendo significativamente superior durante a estação seca que na estação de chuvas (ANOVA, $F_{1,177} = 9,34$; $p < 0,01$) (Fig 1). Similarmente, a média dos resíduos dos volumes de flores consumidas independente do tamanho dos lagartos, diferiu significativamente entre as estações de chuva e seca (ANOVA, $F_{1,177} = 14,24$; $p < 0,001$), sendo acentuadamente maior no verão (Fig 1). Da mesma forma, a disponibilidade de flores no ambiente variou consideravelmente ao longo do ano, com o período de floração de I. litoralis ocorrendo entre outubro e fevereiro (Fig 1). Durante a estação

seca a floração de L. litorallis foi apenas residual (Fig 1). A relação entre as proporções mensais de flor no estômago dos lagartos e de flor disponível no ambiente foi positiva e altamente significativa (Correlação de Spearman, $r_s = 0,83$; $N = 12$; $p < 0,001$).

A proporção do volume vegetal total no estômago dos lagartos aumentou positiva e significativamente com o tamanho dos animais ($r = 0,72$; $N = 179$; $p = 0,02$), diferindo significativamente entre as sucessivas classes de tamanho em ambos os sexos (ANOVA, $p < 0,01$ - veja figura 2 para a estatística das diferenças). Esta relação foi positiva e significativa tanto para proporção de folhas consumidas ($r = 0,50$; $N = 127$; $p < 0,001$) quanto para a proporção de flores de L. litorallis ingeridas ($r = 0,52$; $N = 83$; $p < 0,001$). A relação entre a proporção de volume vegetal no estômago e o tamanho dos lagartos foi positiva e significativa tanto para machos ($r = 0,77$; $p < 0,001$; $N = 79$), quanto para fêmeas ($r = 0,57$; $p < 0,001$; $N = 101$). Machos e fêmeas diferiram significativamente na proporção de material vegetal consumido (ANCOVA, $F_{2,167} = 92,90$; $p = 0,02$) embora a taxa de incremento do consumo vegetal aumente com o tamanho do lagarto na mesma proporção nos dois sexos ($t = 0,31$; $N = 179$; $p = 0,754$) (Fig 3).

A largura relativa do nicho alimentar de L. lutzae na estação seca ($B = 3,78$) foi 168% maior do que a estimada para a estação de chuvas ($B = 2,25$).

A tabela 5 mostra a composição centesimal de água, nitrogênio total, glicídeos, taninos e fibra bruta de 12 plantas

do habitat de praia. O teor de água nas quatro plantas consumidas por L. lutzae foi o mais alto entre os de plantas do habitat (Tabela 5). Similarmente, as plantas consumidas pelos lagartos estavam entre as cinco do habitat que possuíram o maior teor de nitrogênio total (Tabela 5). As plantas consumidas pelos lagartos foram ainda as com menor taxa de fibra bruta e possuíram, em geral, considerável teor de glicídeos totais (Tabela 5). Entre as plantas consumidas, L. pes-caprae foi a menos frequente na dieta, mas a que teve o maior teor de taninos (Tabela 5).

DISCUSSÃO

Variação sazonal na dieta

Os dados indicam que ocorrem diferenças sazonais na proporção e nos tipos de itens alimentares da dieta de Liolaemus lutzae e que grande parte dessas diferenças pode ser atribuída às diferenças na disponibilidade de recursos alimentares entre as estações. Tem sido mostrado que a existência de variação sazonal na dieta de lagartos, em geral reflete simplesmente as variações locais na disponibilidade de recursos (Pianka, 1970; Schoener et al., 1982; Sexton et al., 1972; Vitt & Ohmart, 1977; Vitt & Lacher, 1981; Burquéz et al., 1986; Pascual & Perez-Mellado, 1987; Van Sluys, 1991). Em Barra de Maricá a abundância de artrópodos diminuiu significativamente na estação seca comparada com a estação de chuvas. A umidade no ambiente tem sido demonstrada como um importante fator afetando a abundância de artrópodos em diferentes habitats (e.g. Pipkin, 1965; Janzen & Schoener, 1968; Janzen, 1973; Ballinger & Ballinger, 1979). Dunham (1983)

mostrou que as variações sazonais e anuais na abundância de artrópodos em áreas estudadas do Texas (EUA) estavam relacionadas com a pluviosidade. A Restinga da Barra de Maricá possui marcada sazonalidade na pluviosidade, com elevada precipitação no verão (estação de chuvas), enquanto o inverno é caracterizado por um período seco com rara ocorrência de chuvas (Nimer, 1972; 1979; Rocha, 1992). É provável que as diferenças sazonais encontradas na produtividade de artrópodos em Barra de Maricá resultem do padrão de precipitação. As diferenças sazonais na composição da dieta de L. lutzae claramente refletem as diferenças na produtividade de artrópodos e de flores entre as estações do ano.

Liolaemus lutzae é um lagarto onívoro (Rocha, 1989a; presente estudo) generalista quanto aos artrópodos que consome. Este generalismo reflete, em parte, sua estratégia de caça sedentária em relação aos artrópodos (Rocha, 1989a). Os dados indicam que L. lutzae é um predador oportunista que em ambas as estações tendeu a consumir artrópodos em proporções semelhantes às disponíveis no habitat. Contudo, no verão a relação entre as proporções dos tipos de presas na dieta e a abundância de artrópodos no habitat foi menor do que na estação seca. Este dado sugere que no verão há uma tendência de L. lutzae aumentar a proporção de certos itens, quando estes são mais abundantes, comparado com a estação seca. Esta tendência pode ser explicada pela proporção relativamente mais elevada de formigas, coleópteros e de flores na dieta do verão. A menor largura de nicho alimentar encontrada no verão comparada com a do inverno reforça esta idéia.

Os modelos de forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka,

1966; Schoener, 1971; Pike et al., 1977) em geral prevêem que os organismos tendem a ser menos seletivos a medida que a abundância de presas diminui no ambiente. Contudo, Dunham (1983), estudando algumas espécies de lagartos no Texas (EUA), não encontrou nenhuma tendência à especialização na dieta com o aumento da abundância de presas. Os dados no presente estudo sugerem que, no verão, quando artrópodos são abundantes e ocorre o período de floração de Ipomoea litorallis, há uma tendência a L. lutzae a consumir formigas, coleópteros e flores em maior proporção. Inversamente, à medida que a abundância de recursos alimentares diminui, na estação seca, L. lutzae tende a aumentar a proporção consumida de outros itens antes mais abundantes no ambiente, mas relativamente menos consumidos. Embora o maior número de categorias de presas na dieta no verão possa a princípio sugerir uma maior diversidade alimentar nesta estação, uma análise mais cautelosa mostra que este número apenas reflete a abundância mais elevada de número e tipos de presas ocorrentes no verão. No inverno simplesmente há menor número de categorias de presas disponíveis mas as proporções consumidas das diferentes categorias tendem a se aproximar, enquanto no verão são mais discrepantes.

Os dados indicam que L. lutzae consome as flores de L. litorallis oportunisticamente. As proporções de flores no estômago dos lagartos em geral refletiram a abundância no habitat. Auffenberg (1982) sugeriu que o consumo de alimento vegetal por lagartos está diretamente relacionado com a disponibilidade no ambiente. Os dados sugerem que isto ocorre

para as flores de L. litoralis. As flores constituem a parte da planta mais fácil de partir (que pode ser fator importante para lagartos de pequeno tamanho - Sokol, 1967) e de maior digestibilidade (Auffenberg, 1982; Christian et al., 1984), o que pode ser a causa de sua elevada proporção na dieta no verão quando comparado ao consumo de folhas. Na estação seca, quando diminui a disponibilidade de flores e os artrópodos são menos abundantes, L. lutzae aumenta consideravelmente a proporção de folhas na dieta. O lagarto Sceloporus torquatus do México consome plantas em épocas do ano em que é baixa a abundância de artrópodos (Bürquez et al., 1986). A tendência observada de um aumento no consumo de folhas na estação seca por L. lutzae pode ser devido à menor disponibilidade de flor nessa época do ano, menor abundância de artrópodos ou ainda, maior necessidade de água (presente em abundância nas folhas das plantas consumidas - veja seção adiante) em um período do ano em que tem início a atividade reprodutiva da espécie (setembro - Rocha, 1992). Nestas condições, quantidades adicionais de água podem ser supostamente necessárias para a produção de ovos.

Variação ontogenética na dieta e grau de herbivoria

Os dados indicam que em ambos os sexos de L. lutzae ocorre uma variação ontogenética na dieta. Os animais recém eclodidos dos ovos (28-29,0 mm CRA - Rocha, 1992) até um tamanho (CRA) de aproximadamente 38,0 mm são exclusivamente carnívoros. Após este tamanho a inclusão de material vegetal (folhas e flores) na dieta aumenta sucessivamente com o tamanho do lagarto. Uma variação ontogenética na dieta tem sido demonstrada para

algumas espécies de lagarto (Wilhoft, 1958; Carey, 1966; Minton, 1966; Schoener & Gorman 1968; Wiewandt, 1977; Auffenberg, 1982; Schoener et al., 1982; Burquéz et al., 1986) e em todos os casos a dieta dos jovens é essencial ou predominantemente carnívora. A celulose presente em elevadas proporções no alimento vegetal faz com que a digestibilidade das plantas por unidade de item alimentar seja acentuadamente menor comparada com a do alimento animal (Nagy, 1977; Johnson & Lillywhite, 1979; Zimmerman & Tracy, 1989). Isto resulta em uma eficiência digestiva de lagartos herbívoros inferior a de lagartos insetívoros (Wilson & Lee, 1974; Johnson & Lillywhite, 1979; Iverson, 1982). Inúmeras espécies de lagartos herbívoros consomem insetos quando são jovens e isto resulta de que uma dieta primariamente carnívora é vantajosa quando o lagarto é jovem, pois fornece proteínas (que são indispensáveis ao crescimento) em maior quantidade (Pough, 1973). Por outro lado, há uma relativa falta de proteína no alimento vegetal (Johnson & Lillywhite, 1979). Os jovens do lagarto Sauromalus obesus, da América do Norte, crescem a taxas significativamente mais elevadas quando são submetidos a uma dieta animal do que quando são mantidos com uma dieta vegetal (Mayhew, 1963). Em Barra de Maricá L. lutzae aumenta em tamanho rapidamente e atinge a maturidade sexual em apenas 9 ou 10 meses após o nascimento, reproduzindo-se na estação reprodutiva subsequente à do nascimento (Rocha, 1989b; 1992). Isto provavelmente resulta em que a quantidade extra de proteína, fundamental para o crescimento dos lagartos e presente nos artrópodos, seja vantajosa para os jovens de L. lutzae.

Os dados indicam que a área de praia é um habitat com

relativa baixa disponibilidade de presas (artrópodos) potenciais (especialmente na estação seca). Fuentes e Di Castri (1975) mostraram uma tendência à herbivoria em algumas espécies do gênero Liolaemus no Chile e argumentaram que estas espécies, em geral, ocupam habitats onde a abundância de insetos é relativamente baixa e flutuante. Outros estudos (Ortiz, 1975; Ortiz & Riveros, 1976; Fuentes, 1977; Jaksic & Fuentes, 1978) mostram uma tendência similar, também com espécies do gênero Liolaemus. O aumento contínuo do consumo de alimento vegetal em L. lutzae provavelmente resulta do incremento da necessidade energética total por indivíduo acompanhando o tamanho. A inclusão de material vegetal na dieta deve contrabalancear a escassez de alimento animal do habitat. O fato de L. lutzae consumir seletivamente as plantas do habitat com maior teor de proteínas (veja adiante) reforça esta idéia. Adicionalmente, o alimento vegetal é mais previsível e requer menos movimentação pelo lagarto para a obtenção do recurso, o que se torna mais vantajoso em área aberta.

O consumo de alimento vegetal resulta em necessidades termais adicionais (Pough, 1973). A temperatura corporal afeta consideravelmente a taxa de passagem do alimento pelo tubo digestivo e a atividade de enzimas (Skoczylas, 1970; Harlow et al. 1976; Zimmerman & Tracy, 1989). Zimmerman e Tracy (1989) sugeriram que as necessidades termais interagem com as estratégias alimentares influenciando o grau de herbivoria em lagartos. Segundo estes autores, a característica termal do habitat do animal é um fator importante, possibilitando ou não o

acesso ao alimento vegetal pelo lagarto. Como resultado, a distribuição caracteristicamente tropical de lagartos herbívoros ou com elevado grau de herbivoria deve-se a limitações termais para a digestão de material vegetal (Zimmerman & Tracy, 1989). Em habitats com temperatura ambiental elevada, o custo da termorregulação é relativamente baixo, tornando o consumo de material vegetal fisiologicamente possível (Zimmerman & Tracy, 1989). Em estudo sobre a biologia termal de L. lutzae, Rocha (veja capítulo 2) mostrou que a temperatura corporal do lagarto é, em média, acentuadamente mais baixa do que as temperaturas do habitat de praia em Barra de Maricá, que em geral são elevadas ao longo de todo o período diurno (veja também Rocha, 1988). Isto provavelmente resulta em baixo custo de termorregulação para L. lutzae, conseqüentemente possibilitando o acesso ao alimento vegetal pelo lagarto.

Os dados indicam que a taxa de consumo vegetal aumenta com o tamanho do lagarto na mesma proporção em ambos os sexos, mas que machos tendem a consumir maior taxa de material vegetal do que as fêmeas. L. lutzae possui dimorfismo sexual em várias medidas do corpo e os machos possuem tamanho da cabeça significativamente maior do que o das fêmeas, aparentemente como resultado da seleção sexual (Rocha, no prelo). Tem sido sugerido que o tamanho pode influenciar a capacidade de lagartos partirem o alimento vegetal (Sokol, 1967; Wilson & Lee, 1974). As diferenças no tamanho da cabeça (e conseqüentemente no tamanho da boca) podem resultar em diferenças nas taxas com que indivíduos de cada sexo consomem vegetação.

Liolaemus lutzae possui um tamanho corporal

pequeno quando adulto (60-80 mm de CRA; 7-15 g) e grande proporção de sua dieta (60-100% do volume total em adultos) é composta de material vegetal. Tem sido sugerido que o acesso ao consumo de material vegetal por lagartos é dificultado pela inabilidade de partirem e mastigarem o material vegetal (Szarski, 1962; Ostrom, 1963; Sokol, 1967), falta de uma flora intestinal capaz de atividade celulósica (Szarski, 1962; Nagy, 1972) ou a limitações do tamanho corporal (Sokol, 1967; Pough, 1973). Pough (1973) sugeriu que lagartos com peso inferior a 100 g quando adultos tenderiam a ser exclusivamente insetívoros, enquanto os de maior tamanho (> 100 g) seriam onívoros ou herbívoros. Isto resultou em uma idéia largamente difundida na literatura, de que uma dieta predominantemente composta por material vegetal seria inacessível a lagartos de pequeno tamanho. Contudo, estudos recentes (veja revisão em Iverson, 1982) mostram que a dieta de várias espécies de lagartos de tamanho pequeno (< 25 g) é composta por elevada proporção de material vegetal.

Embora haja argumentos de que estes pequenos lagartos não sejam exclusivamente herbívoros (Iverson, 1982), a alta proporção de material vegetal na dieta de muitas espécies de pequeno tamanho sugere o quanto o fenômeno é frequente (Greene, 1982). Além disso, muitas das espécies chamadas herbívoras são na realidade onívoras (Iverson, 1982). No gênero Liolaemus, a dieta de muitas espécies é composta predominante ou exclusivamente de material vegetal ((Pearson, 1954; Ortiz, 1975; Fuentes & Di Castri, 1975; Ortiz & Riveros, 1976; Fuentes, 1977; Jaksic, 1978; Hurtubia & Di Castri, 1973; Pefaur & Duellman,

1980; Rocha, 1989a). Isto sugere que a tendência a hábitos herbívoros entre lagartos de pequeno tamanho é mais comum do que suposto inicialmente (Rocha, 1989a) e que o tamanho corporal não é provavelmente o principal determinante da herbivoria (Johnson e Lillywhite, 1979; Burquéz et al., 1986). A elevada proporção de material vegetal na dieta de L. lutzae indica, ao contrário do sugerido por Sokol (1967) e Wilson e Lee (1974), que lagartos de pequeno tamanho possuem capacidade para cortar folhas e, constitui mais um exemplo de elevado consumo de planta por lagartos de pequeno tamanho.

Em Barra de Marica a baixa disponibilidade e flutuação sazonal de artrópodos e as elevadas temperaturas do habitat de praia provavelmente interagem resultando no nível de herbivoria encontrado em L. lutzae.

Seletividade no consumo de plantas

Liolaemus lutzae consome apenas quatro das espécies de plantas que ocorrem no habitat (Ipomoea litoralis, L. pes-caprae, Phylloxerus portulacoides e Alternanthera maritima) e os dados indicam que estas estão entre as menos frequentes na área de praia. Isto sugere que o lagarto não consome as plantas indiscriminadamente em relação à abundância destas na área. L. lutzae não é um folívoro generalista, mas seleciona algumas das plantas do habitat, aparentemente por suas propriedades qualitativas. Existem restrições para uma dieta generalizada em lagartos devido às diferenças no conteúdo de água das plantas, na capacidade de digestão dos vários tipos de celulose, no teor de compostos tóxicos entre as plantas e na eficiência de degradação

de material fibroso no intestino posterior (Christian et al., 1984). As plantas consumidas por L. lutzae foram as que possuíram o maior teor de água entre as da área. A suculência de folhas de plantas tem sido sugerida como uma importante fonte de água para lagartos onívoros ou herbívoros (Minnich & Schoemaker, 1970; Christian et al., 1984). A importância da água para a manutenção dos processos vitais e sobrevivência dos organismos é óbvia e, em áreas com baixa disponibilidade de água livre para ser ingerida, a água presente no alimento e a metabólica assumem importância fundamental. A restinga da Barra de Maricá é uma área em que a água livre disponível é escassa, ocorrendo apenas nas áreas interiores da restinga (onde L. lutzae não ocorre) em bromélias-tanque (Neoregelia cruenta) e em poucas poças isoladas que dessecam na estação seca (Araújo, 1984). Ao consumir seletivamente as plantas com maior teor de água, L. lutzae garante o provimento de água necessário à sua sobrevivência em um habitat com elevado calor ambiental e insolação (Rocha, 1988) e baixa disponibilidade de água (Araújo, 1984).

De forma similar, as plantas consumidas por L. lutzae foram as que possuíram os maiores teores de nitrogênio total. A maior parte do nitrogênio das plantas está presente na forma de proteína e o conteúdo total de nitrogênio na planta é uma medida do seu conteúdo total de aminoácidos e de proteínas (Long, 1961). Isto sugere que L. lutzae seleciona as plantas com o maior teor proteico. Liolaemus lutzae começa a consumir alimento vegetal quando jovem, com pequeno tamanho (aproximadamente 39,0 mm de CRA) e em fase de crescimento. A proteína é um elemento fundamental ao crescimento (Pough, 1973) e apenas os indivíduos

de L. lutzae que na estação subsequente à do nascimento atinjam o tamanho mínimo na maturidade são capazes de se reproduzir (Rocha, 1992). Como as plantas em geral possuem baixo teor de proteínas (Johnson & Lillywhite, 1979), o consumo seletivo das plantas com maior teor de proteína é vantajoso não apenas por compensar a baixa disponibilidade de proteína animal (presente nos artrópodos) na área, mas também por garantir a proteína adicional para o rápido crescimento que é necessário para atingir, em poucos meses, a maturidade.

Adicionalmente, as plantas consumidas tiveram, em geral, elevado teor de glicídios quando comparadas com as demais da área. Como os glicídios constituem importante fonte de energia, seu considerável teor certamente eleva a qualidade nutritiva das plantas consumidas.

A proporção de fibras em uma planta é um indicador da quantidade de elementos de baixa digestibilidade como a celulose, hemicelulose e lignina (Bjorck & Asp, 1983). A celulose provavelmente não é assimilada por lagartos herbívoros (Nagy, 1977). Em Iguana iguana a celulose é digerida por microorganismos do intestino (Troyer, 1992). O lagarto herbívoro Ctenosaura pectinata possui uma eficiência digestiva similar a de lagartos insetívoros quando submetido a uma dieta experimental com baixo teor de fibras (Throckmorton, 1973). Como as diferenças na degradação de material fibroso resultam em diferenças na eficiência digestiva de lagartos (Christian et al., 1984), provavelmente é vantajoso para L. lutzae consumir as plantas com o menor teor de fibras e que inversamente tenderão a

ser as de maior digestibilidade.

Por outro lado, as plantas consumidas em geral estavam entre as que tiveram o maior teor de taninos entre as plantas do habitat. Os taninos, que nas plantas possuem função protetiva, podem causar efeitos negativos no crescimento de organismos que consomem plantas (Feeny, 1970). Os taninos podem formar complexos com as proteínas reduzindo a digestibilidade destas ou, inibir a ação de enzimas (Pridham, 1963; Goldstein & Swain, 1965). Em alguns casos os compostos secundários presentes nas plantas consumidas por lagartos precisam ser quimicamente alterados para evitar estresse fisiológico (Freeland & Janzen, 1974; Auffenberg, 1982). Aparentemente o nível de tanino presente nas plantas influencia menos o consumo por L. lutzae do que os teores de água, proteínas e fibras ou, alternativamente, L. lutzae pode detoxificar os compostos. Entre as plantas incluídas na dieta por L. lutzae, as folhas de Ipomoea litorallis e L. pes-caprae tiveram comparativamente maior quantidade de taninos quando comparadas com A. maritima e P. portulacoides e foram as menos frequentes no estômago dos lagartos. Adicionalmente, quando as flores estão disponíveis no ambiente, L. lutzae tendeu a consumi-las em maior proporção do que folhas, o que pode ser resultado de sua mais fácil digestão ou menor taxa de compostos secundários que flores em geral possuem (Auffenberg, 1982). Embora no presente estudo não tenha sido possível medir o teor de taninos nas flores de L. litorallis, flores em geral possuem baixa taxa de taninos quando comparado com outras partes da planta (exceto sementes) (Auffenberg, 1982). Em parte, as diferenças no consumo de algumas das plantas da dieta (ou partes

delas, como flores) podem ser indicativas de um leve nível de restrição, que pode ser devido ao teor de taninos das mesmas. É provável que as diferenças que favorecem o consumo destas quatro espécies de plantas, em relação às demais, resultem de um balanço favorável proporcionado pelos altos teores de água, proteínas e glicídios, além do relativo baixo teor de fibras quando comparado com o teor de taninos que possuem.

Como o consumo de mais de um tipo de planta é vantajoso por fornecer ao animal uma mistura de nutrientes em quantidades necessárias que dificilmente estariam reunidas em apenas uma espécie (Auffenberg, 1982; Johnson & Lillywhite, 1979), o fato de L. lutzae consumir quatro espécies de plantas provavelmente constitui vantagem em termos do balanço de nutrientes que obtém. O consumo seletivo de apenas quatro plantas do habitat e as características nutritivas que possuem sugerem que estas são as que possuem o melhor conjunto de propriedades qualitativas vantajosas à dieta e que L. lutzae seleciona as plantas que ingere aparentemente por suas propriedades.

Canibalismo

Os dados indicam a ocorrência de canibalismo na população de Liolaemus lutzae em Barra de Maricá.

A predação intraespecífica ou canibalismo é uma característica comportamental amplamente difundida entre os grupos animais (Fox, 1975; Polis, 1981), mas existem poucas informações disponíveis para espécies de répteis. Entre os lagartos a predação intraespecífica de jovens por adultos tem

sido relatada para algumas espécies (e.g. Polis e Myers, 1985; Hews, 1989; Wilson, 1990), mas a relativa baixa quantidade de informação disponível ainda não permite claramente reconhecer um padrão e a importância ecológica do fenômeno.

Em Barra de Maricá a ocorrência de canibalismo foi observada apenas em machos adultos. Embora algumas evidências da existência de diferenças sexuais na frequência de canibalismo tenham sido observadas previamente (Hews, 1989; Wilson, 1990), as razões para essas diferenças permanecem desconhecidas. Wilson (1990) sugere que as diferenças sexuais no canibalismo poderiam estar relacionadas ao maior tamanho dos machos. Isto pode ser verdade para *L. lutzae*, em que os machos são significativamente maiores do que as fêmeas em tamanho corporal e da cabeça (Rocha, no prelo). A ocorrência do fenômeno apenas no verão e sobre jovens provavelmente resulta do padrão sazonal de reprodução de *L. lutzae* e na acentuada diferença de tamanho entre adultos e jovens, que pode favorecer o canibalismo. O recrutamento em geral inicia-se em dezembro, e de janeiro a março a população aumenta consideravelmente em densidade (veja Capítulo 1 e também Rocha, 1992). Neste momento grande parte da população é constituída de jovens (com CRA de 28 a 34 mm) que permanecem na mesma área que os adultos (veja Capítulo 1), estando susceptíveis à predação pelos machos adultos. Isto suporta a conclusão de que essas observações representam forrageamento oportunístico.

Agradecimentos - Este estudo é parte de uma tese submetida como pré-requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia) do Departamento de Zoologia, Instituto de

Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Agradeço a meu orientador Augusto S. Abe pelo apoio em vários aspectos e a vários colegas que em diferentes ocasiões me auxiliaram durante o trabalho de campo mas, especialmente a H.G. Bergallo, M. Van Sluys, P.R. Moutinho, C.B.A. Ramos, F. Vale e R. Fialho. Woodruff Benson gentilmente cedeu os recursos de seu laboratório, o que permitiu a análise de conteúdo estomacal. Pedro Teixeira-Filho e D. Vrcbradic pelo auxílio em alguns aspectos laboratoriais. Ivan Sazima, W.R. Silva, A.S. Abe, C. Haddad, H.G. Bergallo e M. Van Sluys revisaram o texto oferecendo sugestões. Agradeço especialmente à Sub-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa e à comissão de apoio ao docente da Universidade do Estado do Rio de Janeiro pelo suporte financeiro e logístico para as excursões de campo. Este estudo foi parcialmente subvencionado com bolsa (processo No. 840 240 89-9) do Conselho Nacional do Desenvolvimento Científico e Tecnológico.- CNPq.

LITERATURA CITADA

- Araújo, A.F.B. 1984. Padrões de divisão de recursos em uma comunidade de lagartos de restinga. In: Restingas: Origem, estrutura e processos (L.D. Lacerda, D.S.D Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq, eds.), CEUFF, Niterói, 477 pp.
- Auffenberg, W. 1982. Feeding strategy of the caicos ground iguana Cyclura carinata. In: Iguanas of the world: behavior, ecology and conservation (C.M. Burghardt & A.S. Rand, eds.), Noyes Publishers, New Jersey, 472 pp.
- Ballinger, R.E. & Ballinger, R.A. 1979. Food resource utilization during periods of low and high food availability in

- Sceloporus jarrovi (Sauria: Iguanidae). Southw. Natur., 24:347-363.
- Bjorck, I. & Asp, N.G. 1983. The effect of extrusion cooking on nutritional value - a literature review. J. Food Engen., 2:281-308.
- Burquez, A.; Flores-Vilela, O. & Hernandez, A. 1986. Herbivory in a small iguanid lizard Sceloporus torquatus torquatus. J. Herpetol., 20:262-264.
- Carey, W.M. 1966. Observations of the ground Iguana Cyclura macleayi crymenensis on Caymen Brac. British West Indies. Herpetologica, 22:265-268.
- Christian, K.A.; Tracy, R.C. & Porter, W.P. 1984. Diet, digestion and food preferences of Galapagos land iguanas. Herpetologica, 40:205-212.
- Dunham, A.E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. In: Lizard ecology: studies of a model organism (R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener, eds.), pp. 261-280, Harvard University Press, Cambridge.
- Feeny, P.P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology, 51:565-580.
- Fialho, R.F. 1988. Ecologia de Tropidurus torquatus (Sauria: Iguanidae) na Restinga de Barra de Marica, RJ. Monografia de Bacharelado, Inst. Biol., UERJ, 73 pp.
- Fitch, H. 1978. Sexual size differences in the genus Sceloporus. Univ. Kansas Sci. Bull., 51:441-461.

- Fox, L.R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6:87-106.
- Fuentes, E.R. 1977. Autoecología de Liolaemus nigromaculatus (Lacertilia, Iguanidae). *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, 10:169-177.
- Fuentes, E.R. & Di Castri, F. 1975. Ensayo de herbivoría experimental en especies de Liolaemus (Iguanidae) Chilenos. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, 8:66-75.
- Goldstein, J.L. & Swain, T. 1965. The inhibition of enzymes by tannins. *Phytochemistry*, 4:185-192.
- Greene, H.W. 1982. Dietary and phenotypic diversity in lizards: why are some organisms specialized ? *In: Environmental adaptation and evolution* (D. Mossakowski & G. Roth, eds.), pp. 107-128.
- Harlow, H.J.; Hillman, S.S. & Hoffman, M. 1976. The effect of temperature on digestive efficiency in the herbivorous lizard Dipsosaurus dorsalis. *J. Comp. Physiol.*, 111 B:1-6.
- Hews, D.K. 1989. Uta palmeri (San Pedro side-blotched lizard): cannibalism. *Herpetol. Rev.*, 20:71.
- Hurtubia, J. & Di Castri, F. 1973. Segregation of lizard niches in the Mediterranean region of Chile. *In: Mediterranean type ecosystems: origin and structure* (F. Di Castri & H.A. Mooney, eds.), pp. 349-360, Springer Verlag, New York.
- Iverson, J.B. 1982. Adaptations to herbivory in iguanine lizards. *In: Iguanas of the world: behavior, ecology and conservation* (C.M. Burghardt & A.S. Rand, eds.), Noyes Publishers, New Jersey, 472 pp.
- Jaksic, F. 1978. A que tamaño se hace herbívora una lagartija ?

- An. Mus. Hist. Nat. Valparaiso, 11:113-116.
- Jaksic, F. & Fuentes, E.R. 1978. Observaciones autoecologicas en Liolaemus nitidus (Lacertilia: Iguanidae). Studies on Neotropical Fauna Environment.
- Janzen, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. Ecology, 54:687-701.
- Janzen, D.H. & Schoener, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. Ecology, 49:96-110.
- Johnson, R.N. & Lillywhite, H.B. 1979. Digestive efficiency of the omnivorous lizard Klauberina riversiana. Copeia, 1979:431-437.
- Long, C. 1961. Biochemist's handbook. Van Nostrand, Princeton, 1192 pp.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. Amer. Natur., 100:603-609.
- Mayhew, W.N. 1963. Some food preferences of captive Sauromalus obesus. Herpetologica, 19:10-16.
- Minnich, J.E. & Shoemaker, V.H. 1970. Diet, behavior and water turnover in the desert iguana, Dipsosaurus dorsalis. Amer. Midl. Natur., 84:496-509.
- Minton, S.A. Jr. 1966. A contribution to the herpetology of West Pakistan. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 134:27-184.
- Nagy, K.A. 1972. Water and electrolyte budgets of a free-living desert lizard Sauromalus obesus. J. Comp. Physiol. 79:39-62.
- Nagy, K.A. 1977. Cellulose digestion and nutrient assimilation in

- Sauromalus obesus, a plant eating lizard. Copeia, 1977:355-362.
- 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, Rio de Janeiro, 422
pp.
- Ortiz, J.C. 1975. Una nueva especie de lagartija chilena,
Liolaemus donoso sp. nov. (Squamata - Iguanidae). An. Mus.
Hist. Nat. Valparaíso, 8:62-65.
- Ortiz, J.C. & Riveros, G.M. 1976. Hábitos alimentícios de
Liolaemus nigromaculata Kuhlmani, Muller & Hellmich. An.
Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 9:131-140.
- Ostrom, J.H. 1963. Further comments on herbivorous lizards.
Evolution, 17:368-369.
- Pascual, J.A. & Perez-Mellado, V. 1987. Alimentación de
Psammodromus hispanicus Fitzinger, 1826 (Sauria: Lacertidae)
en un medio adhesionado del centro-oeste de la Península
Ibérica. Rev. Española Herpetol., 2:165-182.
- Pearson, O.P. 1954. Habits of the lizard Liolaemus multiformis at
high altitudes in southern Peru. Copeia, 1954:110-116.
- Pefaur, J.E. & Duellman, W.E. 1980. Community structure in high
Andean herpetofaunas. Trans. Kansas Acad. Sci., 83:45-65.
- Pianka, E.R. 1970. Comparative autoecology of the lizard
Cnemidophorus tigris in different parts of its geographic
range. Ecology, 51:703-720.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev.
Ecol. Syst., 4:53-74.

- Pianka, E.R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press, Princeton, 208 pp.
- Pike, G.H.; Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.*, 52:137-154.
- 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.
- Polis, G. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12:225-251.
- Pough, H. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology*, 54:837-844.
- Pridham, J.B. 1963. Enzyme chemistry of phenolic compounds. Pergamon Press, New York, 142 pp.
- Rocha, C.F.D. 1985a. Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae): um problema para manejo e conservação. *Bol. F.B.C.N.*, 20:106-108.
- Rocha, C.F.D. 1985b. Ecologia de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae) na restinga da Barra de Maricá, R.J. Monografia de Bacharelado, Inst. Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 114 pp.
- Rocha, C.F.D. 1986. Distribuição geográfica de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae), um lagarto endêmico do Estado do Rio de Janeiro. *Bol. F.B.C.N.*, 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. 1989a. Diet of a tropical lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. *J. Herpetol.*, 23:292-294.

- Rocha, C.F.D. 1989b. Estrategia e ciclo reprodutivo de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae) na restinga de Barra de Maricá, R.J. Tese de Mestrado, Depto. Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, 104 pp.
- Rocha, C.F.D. 1990. Reproductive effort in the Brazilian sand lizard Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae). Cien. Cult., 42:1203-1206.
- Rocha, C.F.D. 1991. Composição do habitat e uso do espaço por Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil. Rev. Bras. Biol., 51: no prelo.
- Rocha, C.F.D. 1992. Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. J. Herpetol., 26:17-23.
- Rocha, C.F.D. No prelo. Sexual dimorphism in the sand lizard Liolaemus lutzae of Southeastern Brazil. An. II Congr. Latino Americano Herpetologia.
- 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. An. Rev. Ecol. Syst., 2:369-404.
- Schoener, T.W. & Gorman, G.C. 1968. Some niche differences in three lesser Antilean lizard of the genus Anolis. Ecology, 49:819-830.
- Schoener, T.W.; Slade, J.B. & Stinson, C.H. 1982. Diet and sexual dimorphism in the very catholic lizard genus Leiocephalus of

- the Bahamas. *Oecologia*, 53:160-169.
- Sexton, O.J.; Bauman, J. & Ortleb, E. 1972. Seasonal food habits of Anolis limifrons. *Ecology*, 53:182-186.
- Siegel, S. 1975. Estatística não paramétrica para as ciências do comportamento. McGraw-Hill, Rio de Janeiro, 350 pp.
- Skoczylas, R. 1970. Influence of temperature on gastric digestion in the grass snake, Natrix natrix L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 33:793-804.
- Sokol, O.M. 1967. Herbivory in lizards. *Evolution*, 21:192-194.
- Southwood, T.R. 1966. Ecological methods: with particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall, London, 391 pp.
- Szarski, H. 1962. Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution*, 16:529.
- Throckmorton, G. 1973. Digestive efficiency in the herbivorous lizard Ctenosaura pectinata. *Copeia*, 1973:431-435.
- Troyer, K. 1992. Transfer of fermentative microbes between generations in a herbivorous lizard. *Science* 216: 540-542.
- Van Sluys, M. 1991. Dieta de Tropidurus itambere Rodrigues (Sauria: Iguanidae) na Fazenda Manga, Município de Valinhos, S.P. Tese de Mestrado, Depto. Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, 65 pp.
- Vanzolini, P.E. & Ab'Saber, A. 1968. Divergence rate in South American lizards of the genus Liolaemus (Sauria: Iguanidae). *Pap. Avuls. Zool., São Paulo*, 21:205-208.
- Vitt, L.J. & Lacher, T.E. 1981. Behavior, habitat, diet and reproduction of the iguanid lizard Polychrus acutirostris in the caatinga of Northeastern Brazil. *Herpetologica*, 37:53-

- Vitt, L.J. & Ohmart, R.D. 1977. Ecology and reproduction of lower Colorado River lizards. II Chenidophorus tigris (Teiidae), with comparisons. *Herpetologica*, 33:223-234.
- Wiewandt, T.A. 1977. Ecology, behavior and management of the Mona Island ground iguana Cyclura stejnegeri. PhD. Dissertation, Cornell University, Ithaca, New York.
- Wilhoft, D.C. 1958. Observations on preferred body temperatures and feeding habits of some selected tropical iguanas. *Herpetologica*, 14:161-164.
- Wilson, B.S. 1990. Uta stansburiana (side-blotched lizard): cannibalism. *Herpetol. Rev.*, 21:61-62.
- Wilson, K.J. & Lee, A.K. 1974. Energy expenditure of a large herbivorous lizard. *Copeia*, 1974:338-348.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, 718 pp.
- Zimmerman, L.C. & Tracy, C.R. 1989. Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. *Physiol. Zool.*, 62:374-409.

Tabela 1 - Número de itens, volume (em mm³) e frequência de cada categoria de presa na dieta de Liolaemus lutzae durante a estação de chuvas (verão) na Restinga da Barra de Maricá (N = 136).

Categoria de presa	No. de itens (%)	Volume (%)	Frequência
Material vegetal			
Folhas	336 (9,9)	8700,0 (17,6)	0,65
Flores	275 (8,1)	15245,8 (30,8)	0,54
Hymenoptera			
Formicidae	2220 (65,2)	7152,5 (14,4)	0,86
outros	14 (0,4)	443,8 (0,9)	0,08
Coleoptera			
Adultos	108 (3,1)	4075,3 (8,2)	0,51
Larvas	48 (1,4)	839,4 (1,7)	0,22
Lepidoptera			
Adulto	5 (0,1)	851,0 (1,7)	0,04
Larva	66 (1,9)	3693,6 (7,5)	0,29
Homoptera	72 (2,1)	979,4 (2,0)	0,33
Hemiptera	17 (0,4)	165,2 (0,3)	0,08
Orthoptera	08 (0,2)	881,4 (1,8)	0,05
Dictyoptera	03 (0,08)	27,6 (0,05)	0,01
Thysanoptera	29 (0,9)	19,7 (0,04)	0,09
Isoptera	120 (3,5)	518,4 (1,0)	<0,00
Araneae	38 (1,1)	402,0 (0,8)	0,24
Chilopoda	04 (0,1)	24,6 (0,04)	0,03
Acarina	07 (0,2)	10,7 (0,02)	0,04
Isopoda	31 (0,9)	2158,2 (4,4)	0,10
Vertebrata			
Lacertilia	02 (0,06)	1230,0 (2,5)	0,01
Itens não identificados	- -	2082,2 (4,2)	-
TOTAL	3403	49500,8	

Tabela 2 - Número de itens, volume (em mm³) e frequência de cada categoria de presa na dieta de Liolaemus lutzae durante a estação seca na Restinga da Barra de Maricá (N = 44).

Categoria de presa	No. de itens (%)	Volume (%)	Frequência
Material vegetal			
Folhas	163 (29,3)	5515,2 (43,2)	0,88
Flores	16 (2,9)	1055,4 (8,3)	0,21
Hymenoptera			
Formicidae	232 (41,6)	983,0 (7,7)	0,65
outros	07 (1,3)	346,8 (2,7)	0,12
Coleoptera			
Adultos	31 (5,5)	958,1 (7,5)	0,33
Larvas	18 (3,2)	168,5 (1,3)	0,23
Lepidoptera			
Adultos	03 (0,5)	386,0 (3,0)	0,02
Larvas	29 (5,2)	1185,7 (9,3)	0,40
Homoptera	19 (3,4)	195,3 (1,5)	0,23
Hemiptera	08 (1,4)	150,3 (1,1)	0,16
Orthoptera	01 (0,2)	25,0 (0,2)	0,02
Araneae	08 (1,4)	53,5 (0,6)	0,14
Chilopoda	03 (0,5)	264,0 (2,1)	0,05
Isopoda	20 (3,6)	878,8 (6,9)	0,23
Itens não identificados	- -	583,0 (4,6)	-
TOTAL	558	12748,0	

Tabela 3 - Abundância de cada categoria de artrópodos em amostragens realizadas na área de praia da Restinga da Barra de Maricá durante a estação de chuvas (verão) e seca (inverno).

Categoria	Verão		Inverno	
	Abundância	(%)	Abundância	(%)
Hymenoptera				
Formicidae	122	(37,5)	73	(22,5)
outros	08	(2,5)	05	(1,5)
Coleoptera				
Adultos	33	(10,2)	23	(17,8)
Larvas	05	(1,5)	09	(6,9)
Lepidoptera				
Adultos	05	(1,5)	01	(0,8)
Larvas	01	(0,5)	04	(3,1)
Homoptera	22	(6,8)	06	(4,7)
Hemiptera	08	(2,5)	02	(1,6)
Orthoptera	04	(1,2)	01	(0,8)
Dictyoptera	06	(1,8)	01	(0,8)
Thysanoptera	12	(3,7)	-	-
Isoptera	42	(12,9)	-	-
Araneae	15	(4,6)	04	(3,1)
Chilopoda	04	(1,2)	02	(0,2)
Acarina	03	(0,9)	-	-
Isopoda	15	(4,6)	02	(1,6)
TOTAL	325		129	

Tabela 4 - Frequência de folhas de cada espécie de planta no estômago de *Liolaemus lutzae* e na área de praia da Restinga da Barra de Maricá. Os valores da frequência de cada planta no habitat foram extraídos de Rocha (1991).

ESPECIE	FREQUENCIA NA DIETA	FREQUENCIA NO HABITAT
<i>Phylloxerus portulacoides</i> (Amarantaceae)	49,3 %	6,8%
<i>Alternanthera maritima</i> (Amaranthaceae)	38,0%	39,0%
<i>Ipomoea litoralis</i> (Convolvulaceae)	14,0%	40,7%
<i>Ipomoea pes-caprae</i> (Convolvulaceae)	7,8%	(*)
<i>Sporobolus virginicum</i> (Gramineae)	0%	94,9%
<i>Panicum racemosum</i> (Gramineae)	0%	33,9%
<i>Remirea maritima</i> (Cyperaceae)	0%	81,4%
<i>Stachytarpheta</i> sp. (Verbenaceae)	0%	45,8%
<i>Mollugo verticillata</i> (Molluginaceae)	0%	73,3%
<i>Mitracarpus eichleri</i> (Rubiaceae)	0%	47,5%
<i>Borreria capitata</i> (Rubiaceae)	0%	15,3%
<i>Canavalia obtusifolia</i> (Leguminosae)	0%	5,1%
<i>Euphorbia hyssopifolia</i> (Euphorbiaceae)	0%	25,4%
<i>Cereus fernambucensis</i> (Cactaceae)	0%	3,3%

(*) Ocorre na área mas não foi amostrada nos transectos realizados por Rocha (1991)

Tabela 5 - Composição centesimal de alguns elementos componentes das folhas de espécies de plantas ocorrentes no habitat de praia da Restinga da Barra de Maricá. Valores em g/100 do peso a seco e água em %.

ESPECIE	AGUA	NITROGENIO TOTAL	FIBRA BRUTA	GLICIDIOS TOTAIS	TANINOS
<u>P. portulacoides</u>	91,8	2,22	(*)	(*)	0,662
<u>A. maritima</u>	91,5	2,51	16,32	25,34	0,806
<u>L. litorallis</u>	87,3	2,68	14,37	27,59	1,199
<u>L. pes-caprae</u>	89,6	3,67	11,93	29,08	1,229
<u>C. obtusifolia</u>	80,2	4,56	12,02	32,89	1,704
<u>Stachtarpheta</u> sp.	83,3	0,40	19,04	6,72	0,257
<u>R. maritima</u>	73,3	0,99	28,00	29,37	1,425
<u>M. verticillata</u>	78,3	0,47	15,07	7,99	0,107
<u>B. capitata</u>	73,4	0,41	19,93	4,08	0,383
<u>M. eichlerii</u>	75,2	0,33	22,13	4,32	0,143
<u>S. virginicus</u>	55,3	1,33	26,36	33,29	0,621
<u>P. racemosum</u>	54,3	1,08	29,22	30,96	0,644

(*) Não foi possível a obtenção da medida.

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1 - Porcentagem de Ipomoea litoralis em floração (linha pontilhada), média da porcentagem do volume de flor (resíduos da porcentagem independentes do tamanho dos lagartos) no estômago (quadrado) média da porcentagem de folhas (resíduos da porcentagem independentes do tamanho dos lagartos) no estômago (losangos) de Liolaemus lutzae a cada mês na Restinga da Barra de Maricá.

Figura 2 - Média (linhas horizontais), desvio padrão (barras verticais) e amplitude (linhas verticais) da porcentagem de material vegetal no estômago de Liolaemus lutzae em sucessivas classes de tamanho. (A) Machos; (B) Fêmeas e (C) ambos os sexos. As classes com letras diferentes indicam diferenças estatísticas significantes ao nível de $p < 0.05$ usando ANOVA.

Figura 3 - Relação entre a porcentagem de material vegetal no estômago e o tamanho dos lagartos (CRA em mm) de Liolaemus lutzae machos (círculos claros) e fêmeas (círculos escuros) na restinga da Barra de Maricá (ANCOVA, $F_{2,167} = 92,90$; $p = 0.02$).

Fig 1

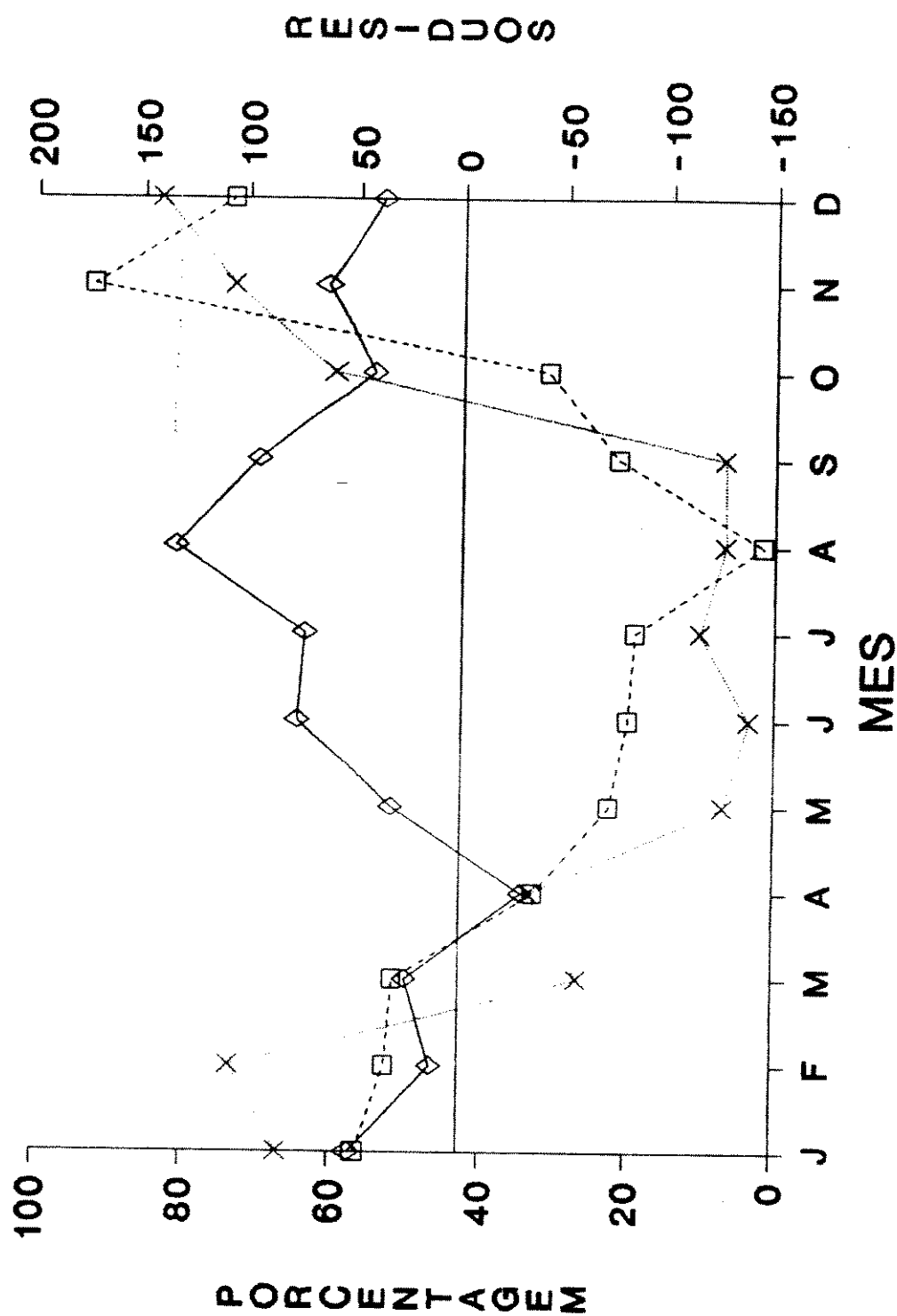


Fig 2

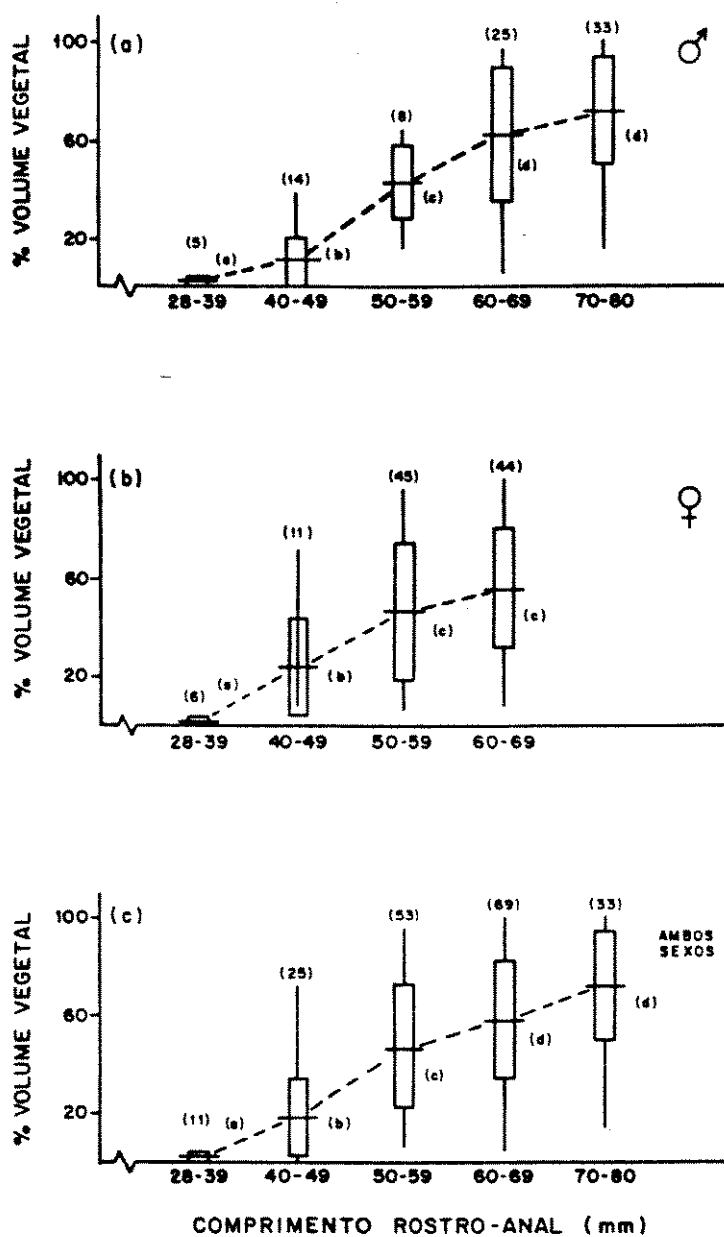
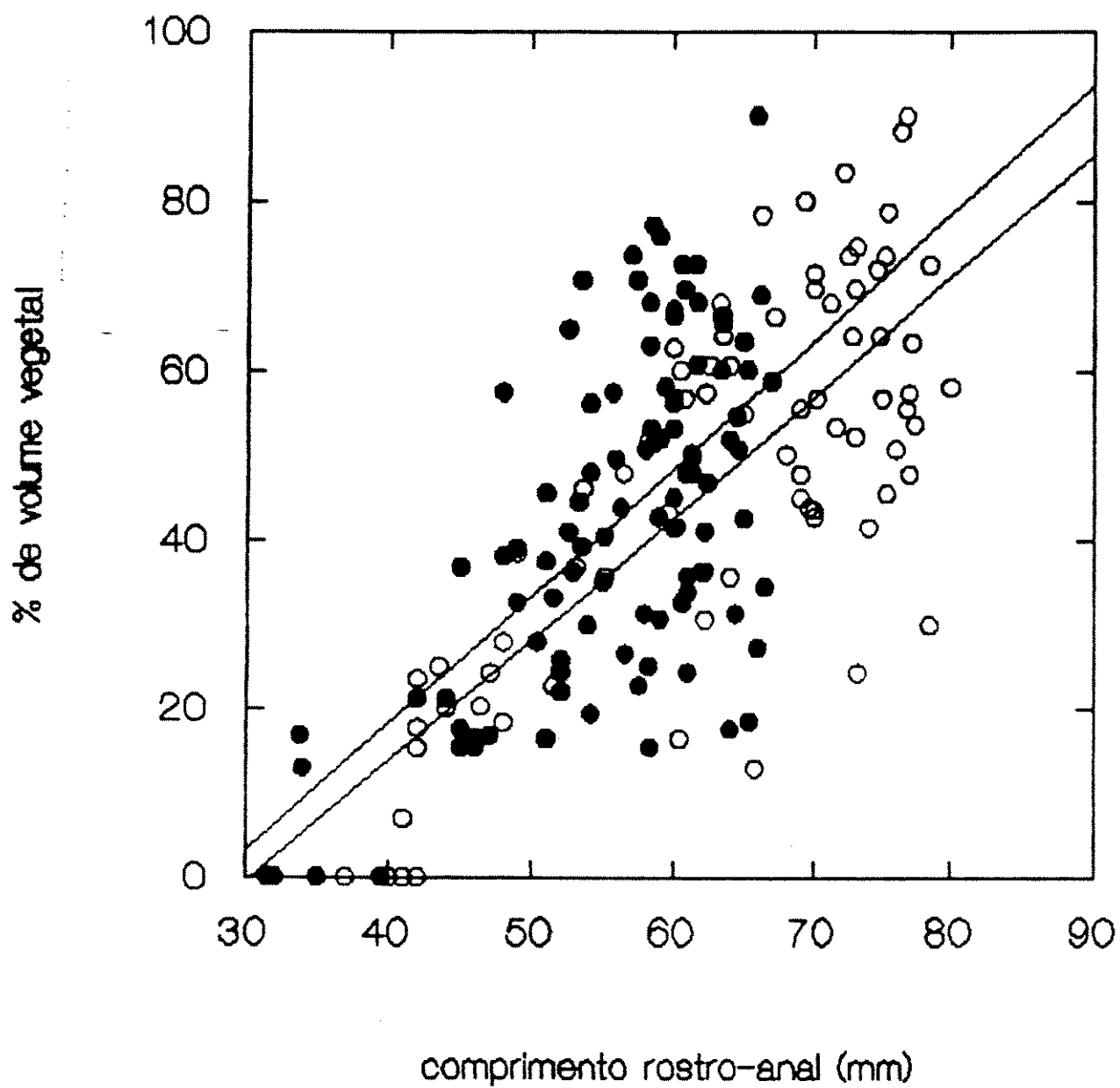


Fig 3



CAPÍTULO 4

O efeito da pluviosidade e do grau de herbivoria de
Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) na comunidade de
helminthos associados ao tubo digestivo

Carlos Frederico Duarte da Rocha

Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, Instituto de
Biologia, Universidade Estadual de Campinas, C.P. 6109, 13081,
Campinas, SP.

Título abreviado: Helminthos de lagartos.

Palavras-chave: parasitismo, nematódeo, Physaloptera retusa,
Pharyngodon cesarpintoi, Liolaemus lutzae.

RESUMO

A prevalência e a intensidade de infecção por helmintos foram estudadas no aparelho gastrointestinal da lagartixa-da-areia Liolaemus lutzae no Sudeste do Brasil e relacionadas ao nível de herbivoria do lagarto e de pluviosidade na área. Duas espécies de nematódeos foram encontradas: Physaloptera retusa Rudolphi, 1819, que ocorre somente no estômago e Pharyngodon cesarpintoi Pereira, 1935 que foi encontrada somente no intestino grosso. A prevalência total de infecção por nematódeos foi de 13,5%, mas P. retusa teve uma prevalência de 9,6% enquanto que a de P. cesarpintoi foi de 4,5%. A prevalência de P. retusa variou sazonalmente e estava significativamente relacionada com a precipitação na área ($r^2 = 0,69$; $p = 0,002$). Não houve um padrão sazonal aparente de infecção por P. cesarpintoi. A intensidade média de infecção por P. retusa foi de $1,24 \pm 0,56$ (variando de 1 a 3) e para P. cesarpintoi foi de $1,5 \pm 1,1$ (variando de 1 a 4). Entre os adultos, os dados indicaram uma tendência no decréscimo na infecção por nematódeos com o aumento na classe de tamanho dos lagartos. Isto parece ser um resultado do aumento sucessivo no nível de herbivoria pelos lagartos, o que, por consequência, reduz a proporção de artrópodos (hospedeiros intermediários potenciais) que eles consomem. Os dados também sugerem que fatores diferentes estão afetando a prevalência das duas espécies de helmintos e que a chuva parece ser um fator influenciando a prevalência de P. retusa.

INTRODUÇÃO

A prevalência (proporção de indivíduos de uma população de hospedeiros apresentando infecção por uma determinada espécie de parasita) e a intensidade de infecção (número de indivíduos de uma espécie parasita por hospedeiro infectado) (veja Margolis et al.- 1982 - para uma revisão dos termos ecológicos em Parasitologia) por nematódeos pode variar entre sexos, entre classes de idade ou sazonalmente (Deakins, 1980). De acordo com Telford (1970), há pelo menos nove fatores que podem produzir variação sazonal de infecções parasitárias em lagartos. A mudança sazonal no ambiente físico é um fator que pode influenciar a prevalência de nematódeos em lagartos (Telford, 1970). Por outro lado, a prevalência e a intensidade podem variar entre as classes de tamanho, com animais maiores possuindo, em geral, maiores níveis de infecção se comparado com jovens (Telford, 1970). Isto geralmente resulta do maior tempo de exposição a hospedeiros intermediários por indivíduos maiores (e conseqüentemente mais velhos) relativo aos mais jovens. Para muitas espécies de nematódeos, os hospedeiros intermediários são artrópodos que constituem presas de lagartos (Goldberg & Bunsey, 1989a).

Lioaemus lutzae é um pequeno lagarto tropidurídeo (recém eclodido= 28-30 mm; jovens até 50 mm e adultos até 80 mm CRA) endêmico das "restingas" do Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Rocha, 1989a; b). L. lutzae possui dieta generalista, consumindo plantas e artrópodos do solo, mas o material vegetal predomina (70-100% por volume) na dieta dos adultos (Rocha,

1989a; Capítulo 3). Rocha (Capítulo 3) mostrou que L. lutzae muda sua dieta ontogeneticamente e que a proporção de alimento vegetal consumido aumenta com o tamanho do lagarto. Seria esperado, então, que L. lutzae, ao diminuir a proporção de artrópodos incluídos na dieta com o aumento do tamanho, deveria reduzir a taxa de contato com hospedeiros intermediários dos nematódeos e, conseqüentemente, a taxa de infecção por estes parasitas. Adicionalmente, como em Barra de Maricá ocorre uma acentuada variação sazonal na pluviosidade (Nimer, 1972; 1979; Rocha, 1992), que por sua vez afeta a disponibilidade de artrópodos na área (Capítulo 3), seria esperado que a taxa de infecção de L. lutzae por nematódeos fosse influenciada pela pluviosidade na área.

Este estudo foi desenvolvido para avaliar a prevalência e a intensidade de infecção das espécies de nematódeos no tubo digestivo de L. lutzae, visando responder as seguintes questões:

- 1) A comunidade de nematódeos associada ao tubo de digestivo de L. lutzae é pobre, como esperado para um predador generalista ?
- 2) A prevalência e a intensidade da fauna de nematódeos é afetada pela sazonalidade na precipitação da área ?
- 3) O nível de infecção por nematódeos tende a diminuir ao aumentar o grau de herbivoria dos lagartos ?

MATERIAL E METODOS

Restingas são formações Quaternárias, com substrato salino-arenoso, coberto de vegetação herbácea e arbustiva (Suguio & Tessler, 1984). Estas formações são comuns ao longo da

costa brasileira. Liolaemus lutzae tem uma distribuição geográfica estreita, ocorrendo somente ao longo de aproximadamente 200 km da costa entre a Restinga da Marambaia ao sul do Estado e Cabo Frio, seu limite norte de ocorrência (Vanzolini & Ab'Saber, 1968; Rocha, 1985; 1986). Esta é a única espécie de lagarto vivendo no habitat de praia (50-100 m de largura da faixa de areia coberta com vegetação herbácea, ao lado do mar) das restingas em que ela ocorre (Rocha, 1988). Examinei o tubo digestivo de 178 lagartos ($\bar{x} = 61,1 \pm 10,0$ mm SD de CRA) que foram coletados com a mão na restinga de Barra de Maricá (22°57'S, 43°50'W), localizada aproximadamente a 38 km a leste do Rio de Janeiro. Os lagartos foram coletados em amostras mensais de dezembro de 1985 a novembro de 1986. Abri a cavidade corporal dos lagartos fazendo uma incisão médio-ventral da cloaca à garganta. O estômago e os intestinos anterior e posterior foram removidos, cortados longitudinalmente e sistematicamente examinados sob um microscópio de dissecação. Os nematódeos foram montados em glicerol. Espécimes testemunhos foram depositados na coleção helmintológica da Fundação Instituto Oswaldo Cruz - FIOCRUZ, sob os números 32820 a-c e 32821 a-e.

Os dados de pluviosidade na área foram obtidos no Departamento Nacional de Aguas e Energia Elétrica, Estação de Niterói, Localizada aproximadamente 19 km a oeste da área de estudo. A relação entre a precipitação na área e a prevalência (transformada para raiz do arco-seno) por cada espécie de nematódeo foi avaliada pela Análise de Correlação de Pearson (Zar, 1984). As diferenças sexuais na prevalência e intensidade foram testadas pelo teste Qui-quadrado. A prevalência de

nematódeos em cada classe de tamanho foi relacionada ao grau de herbivoria de L. lutzae. Os valores sobre a proporção de material vegetal consumido por cada classe de tamanho foram obtidos em Rocha (Capítulo 3).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Encontrei duas espécies de nematódeos no tubo digestivo de Liolaemus lutzae: Physaloptera retusa Rudolphi, 1819, que ocorreu somente no estômago e Pharyngodon cesarpinto Pereira, 1935, que estava associada ao intestino posterior. Ambas as ocorrências representam um registro de novo hospedeiro. Embora Liolaemus seja um gênero de lagarto bem distribuído na América do Sul, com aproximadamente 90 espécies (Vanzolini, 1986), a única outra espécie do gênero registrada como hospedeira de nematódeos é Liolaemus lenzi (Freitas, 1957). Provavelmente, isto reflete mais a falta de informações sobre a ocorrência de helmintos em lagartos do gênero Liolaemus (e de lagartos dos trópicos) do que o escasso nível de infecção por nematódeos nas espécies do gênero.

A prevalência total de infecção por nematódeos em L. lutzae foi de 13,5%, mas somente um lagarto (0,6%) tinha ambas as espécies de nematódeos. P. retusa teve uma prevalência de 9,6%, enquanto que a de P. cesarpinto foi de 4,5%. A prevalência de P. retusa variou sazonalmente. Os lagartos infectados ocorreram de dezembro a julho com um pico em fevereiro (Fig 1). A chuva na área também variou sazonalmente, com a maioria da chuva caindo de novembro a abril (Fig 1). A correlação entre a prevalência

mensal de P. retusa (transformada para a raiz do arco-seno) e a precipitação mensal com um mês de intervalo ("one month time lag") na área foi positiva e significativa ($r^2 = 0,69$; $p = 0,002$; $N = 12$). A sazonalidade na prevalência e a intensidade de parasitismo por nematódeos nos lagartos podem ser influenciadas por mudanças no ambiente físico (Telford, 1970). Este autor encontrou uma variação sazonal significativa na prevalência de P. retusa infectando lagartos na Califórnia. Para explicar seus resultados, ele sugeriu uma possível coleta com amostras tendenciosas, mas infelizmente não incluiu informações sobre as chuvas. A falta de informação consistente de como os padrões pluviométricos afetam a prevalência de nematódeos em lagartos, limita nossa interpretação da sua importância ecológica. Contudo, no presente estudo, a prevalência de P. retusa, o "verme do estômago" (Goldberg & Bursey, 1990), variou sazonalmente e a chuva explicou aproximadamente 69% da variação na prevalência desta espécie. A maioria das infecções por P. retusa ocorreu na estação chuvosa (Dez-Abr) decrescendo até próximo a zero na estação seca (Fig 1). Embora o ciclo de vida de P. retusa seja desconhecido, os insetos constituem hospedeiros intermediários para várias espécies relacionadas, adquirindo os nematódeos ao ingerir seus ovos enquanto vasculham material fecal (Goldberg & Bursey, 1989a). Na Barra de Maricá, a disponibilidade de artrópodos do solo é maior na estação chuvosa (Dez-Abr) (Capítulo 3) e os insetos constituem uma parte considerável da dieta onívora de L. lutzae neste período (Rocha, 1989a; Capítulo 3). A chuva pode atuar influenciando a prevalência de P. retusa via

diferenças sazonais na disponibilidade de artrópodos do solo consumido por L. lutzae.

A proporção de fêmeas de L. lutzae afetadas por P. retusa (12/99) não diferiu significativamente da dos machos (5/79) ($X^2 = 1,70$; $gl = 1$; $P > 0,05$). Similarmente, as fêmeas (4/99) e os machos (4/79) de L. lutzae não diferiram significativamente nas suas taxas de infecção por P. cesarpintoi ($X^2 = 1,04$; $gl = 1$; $p > 0,05$). Nenhum jovem estava infectado por qualquer uma das espécies de nematódeo. A intensidade média para P. retusa foi de $1,24 \pm 0,56$ DV (variando de 1 a 3) e para P. cesarpintoi foi de $1,50 \pm 1,07$ DP (variando de 1 a 4).

Phrynosoma macleayi já foi registrada para outras espécies de lagartos (e.g. Tropidurus torquatus, Tropiduridae - Vicente & Santos, 1967; Cristofaro et al., 1976; Vicente, 1981; Ameiva ameiva, Teiidae - Cristofaro et al., 1976). Assim como em outras espécies de lagartos estudadas (e.g. Telford, 1970; Goldberg & Bursey, 1989a; b), em L. lutzae P. retusa não foi frequente em ocorrência nem em abundância. Isto pode ser um resultado do fato de P. retusa ser persistente numa localidade particular, fazendo o papel de um generalista.

Pharyngodon cesarpintoi, cujo ciclo de vida também depende de artrópodos como hospedeiros intermediários (Pereira, 1935), foi também registrada previamente para outras espécies de lagartos do Brasil (e.g. Cnemidophorus lemniscatus - Pereira, 1935; Calvente, 1948; Alho & Moura, 1970; Ameiva ameiva - Alho & Moura, 1970). A ausência de um padrão claro na prevalência por P. cesarpintoi sugere que fatores diferentes estão afetando as duas espécies de helmintos. A prevalência e a intensidade

relativamente baixas e a falta de um padrão para P. cesarpintoi pode ser um reflexo de que L. lutzae não seja um hospedeiro obrigatório e que a infecção poderia ser acidental.

A riqueza e a intensidade comunitária de helmintos associados ao tubo gastrointestinal de L. lutzae é relativamente baixa. Predadores sedentários, usualmente, possuem comunidades de helmintos associadas menos complexas, do que predadores forrageadores ativos (Aho, 1990). L. lutzae é um predador relativamente sedentário cuja dieta é composta por um amplo espectro de itens alimentares que inclui vários insetos, crustáceos, aranhas, ácaros e material vegetal (Rocha, 1989a; veja Capítulo 3). Uma dieta não-seletiva por uma espécie hospedeira pode resultar numa comunidade de helmintos pobre e de densidade baixa (Pence, 1990).

A prevalência de ambas as espécies de nematódeos diferiu com a classe de tamanho de L. lutzae considerada (Tabela 1). Os jovens não apresentavam evidências de infecção no tubo digestivo, o que pode ser resultado de seu menor tempo de exposição a um hospedeiro intermediário, quando comparado aos adultos. Isto pode ser esperado para uma espécie que cresce rapidamente como L. lutzae, que matura com aproximadamente nove meses de idade (Rocha, 1989b; 1992). Por outro lado, entre os adultos de L. lutzae há uma tendência a um decréscimo na taxa de infecção com o aumento da classe de tamanho (Tabela 1). L. lutzae muda sua dieta ontogeneticamente, que é exclusivamente carnívora do nascimento até aproximadamente 38.0 mm CRA, aumentando a proporção de material vegetal consumido (por volume)

com o aumento do tamanho do corpo (Capítulo 3). O decréscimo encontrado na taxa de infecção por nematódeos entre os adultos pode ser um resultado do aumento sucessivo na taxa de material vegetal consumido, que por sua vez sucessivamente reduz o consumo de invertebrados que servem como hospedeiros intermediários.

Não encontrei nenhuma evidência externa clara de doença por nematódeos em lagartos infectados e nem verme encapsulado no estômago dos lagartos examinados. Em alguns estudos com outras espécies de lagartos (e.g. Pearce & Tanner, 1973; Goldberg & Bursey, 1988; 1989a,b), também nenhuma evidência de doença foi encontrada. Espécies de nematódeos da família Physalopteridae podem danificar a mucosa e causar gastrites, enterites e excesso de secreção mucosa (Levine, 1980). A ausência de sintomas externos da doença, em indivíduos infectados de algumas espécies de lagartos, tem sido considerada como indicativa de um efeito negligenciável dos parasitas (Pearce & Tanner, 1973). Contudo, é preciso ser cauteloso já que o parasitismo pode ter consequências profundas mesmo quando sintomas macroscopicamente externos da doença não são observados (Gregory & Keymer, 1989).

AGRADECIMENTOS - Este estudo é parte da tese submetida como pré-requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Biologia (Ecologia) do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas. Eu sou grato a muitos colegas que em diferentes ocasiões ajudaram-me no trabalho de campo, mas particularmente a H.G. Bergallo, P.R. Moutinho, C.B. Azevedo-Ramos, M. Van Sluys e R.F. Fialho. Augusto Abe, meu orientador, sempre apoiou ao longo de todo o desenvolvimento do estudo. Helena G. Bergallo também

ajudou em muitos aspectos do estudo e na leitura do manuscrito. Dr. V. Thatcher gentilmente identificou os nematodeos. William E. Magnusson, M. Van Sluys, W. R. Silva, I. Sazima, C. Haddad, M. T. Rodrigues e A.S. Abe gentilmente revisaram o manuscrito oferecendo ótimas sugestões. A ajuda financeira foi feita em parte pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (processo n. E-29 170864/90). Eu agradeço ao apoio da Sub-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa e à Comissão de Apoio ao Docente da Universidade do Estado do Rio de Janeiro pelo apoio logístico e financeiro que permitiram a realização deste estudo.

LITERATURA CITADA

- Aho, J.M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. *em* Parasite communities: Patterns and Processes, G.W. Esch, A.O. Bush, and J.M. Aho (eds.). Chapman and Hall, London, p. 157-195.
- Alho, C.J.R. & V.P. Moura, 1970. Oxyurata de lagartos do planalto central. Ocorrência de Pharyngodon cesarpintoi Pereira, 1935 (Nematoda, Subuluroidea). Atas Sociedade Biologia do Rio de Janeiro 13:67-69.
- Calvente, I.G. 1948. Revision del género Pharyngodon y descripción de espécies nuevas. Revista Ibérica de Parasitologia 13:367-410.
- Cristofaro, R., J.F. Guimarães & H.O. Rodrigues. 1976. Alguns nematódeos de Tropidurus torquatus (Wied) e Ameiva ameiva (L.) - Fauna helmintológica de Salvador, Bahia. Atas Sociedade de

- Biologia do Rio de Janeiro 18:65-70.
- Deakins, D.E. 1980. Helminth diagnosis and treatment in captive reptiles. em Reproductive biology and diseases of captive reptiles, J.B. Murphy, and J.T. Collins (eds.). Society for the Study of Amphibians and Reptiles Contributions to Herpetology, No. 1. Lawrence, Kansas, p. 249-253.
- Freitas, J.F.T. 1957. Sobre um novo nematodeo parasito de réptil da Bolívia: "Parapharyngodon senisfaciecaudus". Revista Brasileira de Biologia 17:451-454.
- Goldberg, S.R. & C. R. Bursey. 1988. Larval nematodes (Ascarops sp., Spirurida, Spirocercidae) in liver granulomata of the western fence lizard Sceloporus occidentalis (Iguanidae). Journal of Wildlife Disease 24:568-571.
- _____ 1989a. Physaloptera retusa (Nematoda, Physalopteridae) in naturally infected sagebrush lizards, Sceloporus graciosus (Iguanidae). Journal of Wildlife Disease 25:425-429.
- _____ 1989b. Helminths of the giant spotted wip-tail Cnemidophorus burti stictogrammus (Sauria:Teiidae). Proceedings of the Helminthological Society of Washington 56:86-87.
- _____ 1990. Gastrointestinal helminths of the yarrow spiny lizard, Sceloporus jarrovi Cope. American Midland Naturalist 124:360-365.
- Gregory, R.D., & A.E. Keymer 1989. The ecology of host parasite interactions. Scientific Progress, Oxford. 73:67-80.

- Levine, N. D. 1980. Nematode parasite of domestic animals and of man. 1st ed., Burgess Publishing Company, Minneapolis, Minnesota, 477 p.
- Margolis, L.; G.W. Esch; J.C. Holmes; A.M. Kuris & G.A. Schad, 1982. The use of ecological terms in Parasitology (Report of an ad hoc committee of the American Society of parasitologists). J. Parasitol. 68:131-133.
- Nimer, E. 1972. Climatologia da região sudeste do Brasil - Introdução à climatologia dinâmica - Subsídios à geografia regional do Brasil. Rev. Bras. Geogr. 34: 3-48.
- _____ 1979. Climatologia do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro 422p.
- Pearce, R.C. & W.W. Tanner. 1973. Helminths of Sceloporus lizards in the Great Basin and Upper Colorado Plateau of Utah. The Great Basin Naturalist 33:1-18.
- Pence, D.B. 1990. Helminth community of mammalian hosts: concepts at the infracommunity, component, and compound community levels. In Parasite communities: Patterns and processes, G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho (eds.). Chapman and Hall, London, England, p. 233-260.
- Pereira, C. 1935. Os oxyurata parasitos de lacertilia do nordeste brasileiro. Archivos do Instituto de Biologia 6:5-27.
- Rocha, C.F.D. 1985. Ecologia de Liolaemus lutzae (Sauria:Iguanidae) na Restinga da Barra de Marica, RJ. Monografia de Bacharelado, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 114 pp.
- _____ 1986. Distribuição geográfica de Liolaemus lutzae (Sauria:Iguanidae), um lagarto endêmico do Estado do Rio de

Janeiro. Boletim da Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza 21:163-167.

_____ 1988. Ritmo de atividade e microclimatologia do habitat de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae). Anais do Seminario Regional de Ecologia VI:269-281.

_____ 1989a. Diet of a tropical lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. Journal of Herpetology 23:292-294.

_____ 1989b. Estratégia e ciclo reprodutivo de Liolaemus lutzae (Sauria:Iguanidae) na Restinga da Barra de Maricá, R.J. M.S. Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, São Paulo, 104 p.

_____ 1992. Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. J. Herpetol. 26: 17-23.

Suguio, K. & M.G. Tessler. 1984. Planícies de cordões litorâneos Quaternários: Origem e nomenclatura. In Restingas: Origem, Estrutura, Processos, L.D. Lacerda, D.S.D. Araujo, R. Cerqueira and B. Turcq (eds.). Anais do Simposio sobre Restingas Brasileiras, Niteroi, Rio de Janeiro, p. 15-25.

Telford Jr., S.R. 1970. A comparative study of endoparasitism among some Southern California lizard populations. American Midland Naturalist 83:516-534.

Vanzolini, P.E. 1986. Addenda and corrigenda to the Catalogue of Neotropical Squamata. Smithsonian Herpetological Information Service 70, 25 p.

Vanzolini, P.E. & A. Ab'Saber. 1968. Divergence rate in South

- American lizards of the genus Liolaemus (Sauria:Iguanidae).
Papeis Avulsos do Departamento de Zoologia de São Paulo
21:205-208. .pa
- Vicente, J.J. 1981. Helmintos de Tropidurus (Lacertilia,
Iguanidae) da coleção helmintológica do Instituto Oswaldo
Cruz. II.Nematoda. Atas Sociedade de Biologia do Rio de
Janeiro 22:7-18.
- Vicente, J.J. & E. Santos. 1967. Ocorrência de Physaloptera
retusa Rudolphi, 1819 em novo hospedeiro (Nematoda,
Physalopteridae). Atas da Sociedade de Biologia do Rio de
Janeiro 11:75-77.
- Zar, J. 1984 . Biostatistical analysis. Prentice Hall, Englewood
Cliffs, New Jersey, 718 p.

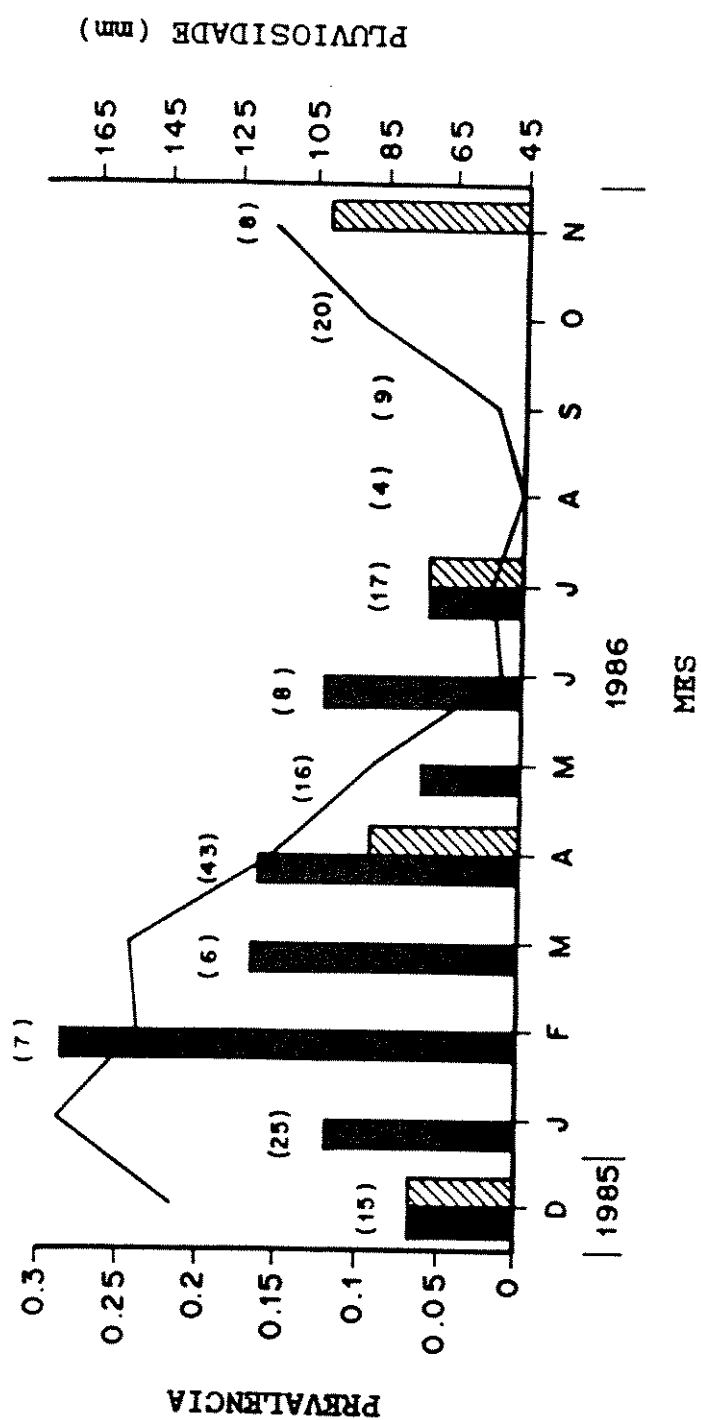
LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1 - Precipitação (linha), prevalência de Physaloptera retusa (barras sólidas) e prevalência de Pharyngodon cesarpintoi (barras hachuradas) em Liolaemus lutzae na Barra de Maricá. Os números entre parêntesis representam o número de lagartos.

Tabela 1 - Frequência de lagartos infectados por Phrynosoma retusa e Phrynosoma cesarpintoi e porcentagem do volume de material vegetal (média $\pm$ 1DP) na dieta das diferentes classes de tamanho de Liolaemus lutzae na Barra de Maricá. Os dados do material vegetal na dieta foram obtidos de Rocha (Capítulo 3).

Classe de Tamanho	<u>Phrynosoma</u> <u>retusa</u>	<u>Phrynosoma</u> <u>cesarpintoi</u>	N	% Material Vegetal na Dieta
30-39 mm	0%	0%	7	2,22 $\pm$ 2,8
40-49 mm	0%	0%	9	17,9 $\pm$ 17,2
50-59 mm	17,2%	0%	47	46,1 $\pm$ 26,2
60-69 mm	9,5%	11,1%	63	56,7 $\pm$ 26,8
70-79 mm	9,7%	3,2%	31	70,3 $\pm$ 24,3

Fig 1



CAPITULO 5

Os mecanismos de defesa em um lagarto (Liolaemus lutzae) do sudeste do Brasil

Carlos Frederico Duarte da Rocha

Pós-Graduação em Ecologia, Depto. Zoologia, Inst. Biologia,
Universidade Estadual de Campinas, C.P. 6109, 13081, Campinas, SP

Título abreviado: Mecanismos de defesa em lagarto.

Palavras-chave: Réptil, Tropiduridae, Mecanismos de defesa,
Coloração críptica, Autotomia caudal, Comportamento deimático

RESUMO

Os mecanismos de defesa do lagarto tropidurídeo Liolaemus lutzae foram estudados na restinga da Barra de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil. Os dados indicam que L. lutzae possui um conjunto defensivo, incluindo táticas primárias e secundárias, que podem agir conjuntamente e aumentar a probabilidade do lagarto de evitar os, e escapar de predadores, no habitat aberto de praia de restinga. A camuflagem e as marcas disruptivas dificultam a detecção dos lagartos por predadores visualmente orientados, ao passo que a corrida, a autotomia caudal, a ondulação da cauda, o comportamento deimático e a imobilidade tônica, aparentemente atuam quando a camuflagem falha e o lagarto é localizado e atacado pelo predador. O anu-branco (Guira guira), a coruja buraqueira (Athene cunicularia) e o caranguejo maria-farinha (Ocypode quadrata) foram os predadores de L. lutzae observados na área de praia. O conjunto de mecanismos de defesa pode explicar, em parte, porque L. lutzae é a única espécie de lagarto habitando a área de praia da restinga.

INTRODUÇÃO

Os lagartos são presas de uma grande variedade de predadores incluindo muitas espécies de cobras (McKinney & Ballinger, 1966; Shine, 1977; Duellman, 1978), aves (Demeter, 1982; Greene, 1988), mamíferos (Tuttle, 1967; Vaughn, 1976; Rodda & Burghardt, 1985) e invertebrados (Banta, 1957; Hadley & Williams, 1968; Butler, 1970; Groves & Groves, 1978; Bauer, 1990). Enquanto as forças evolutivas levam os predadores a mais eficientemente localizar e capturar suas presas, a seleção natural favorece aquelas presas com capacidade de escapar e evitar os predadores (Edmunds, 1974; Schall & Pianka, 1980). Como resultado, da mesma forma que em presas de outros taxa, em lagartos evoluíram mecanismos de defesa para reduzir a predação (Schall & Pianka, 1980; Greene, 1988). Desde que um predador pode aprender como transpor uma tática de escape em particular, alguns lagartos desenvolveram uma diversidade de estratégias de defesa - uma forma comportamental e morfológica de "diversidade de aspecto" (sensu Rand, 1967). Esta "diversidade de aspecto" reduz a capacidade de previsão do predador sobre o modo de escape da presa, conseqüentemente aumentando a chance do lagarto de evitar a predação (Schall & Pianka, 1980; Pianka, 1986).

Liolaemus lutzae é um lagarto da areia, comum aos habitats de praia (faixas de areia de 50 a 100 m de largura coberto com vegetação herbácea esparsa na praia) chamados restingas (veja abaixo) (Vanzolini & Ab'Saber, 1968; Rocha, 1986). Áreas abertas são habitats onde presumivelmente as presas estão sobre pressão de predação intensa e alta (Fuentes & Ipinza,

1979; Greene, 1982), o que pode reduzir a oportunidade de ocupação para muitas espécies. Embora na restinga de Barra de Maricá pelo menos nove espécies de lagarto ocorram simpatricamente (Araújo, 1984), *L. lutzae* é o único lagarto vivendo no habitat de praia (Araújo, 1984; Rocha, 1988). Se a predação é um fator importante, limitando a ocorrência de espécies de lagartos em habitats abertos de praia, poderia-se então predizer que *L. lutzae* teria um conjunto de mecanismos defensivos que presumivelmente aumentasse sua sobrevivência neste habitat. No presente estudo descrevo um conjunto de características morfológicas e comportamentais de *L. lutzae* que parece ter um papel importante na defesa deste lagarto contra predadores.

MATERIAL E METODOS

Area de estudo

O estudo foi realizado na restinga de Barra de Maricá (22°57'S, 43°50'W), localizada a aproximadamente 38 Km a leste da cidade do Rio de Janeiro, Brasil. As restingas são faixas costeiras quaternárias com substrato salino-arenoso coberto com vegetação herbácea e arbustiva (Suguio & Tessler, 1984). O solo arenoso da Barra de Maricá tem um baixo conteúdo de nutrientes e uma concentração de sal considerável (Henriques et al., 1984). O clima da área é sazonal com uma estação chuvosa de novembro a abril e uma estação seca de maio a setembro (Nimer, 1972). A precipitação anual na área varia de 1000 a 1350 mm, e a temperatura média anual varia entre 22 e 26°C, com as temperaturas mais altas ocorrendo durante o verão (Nimer, 1979).

Liolaemus lutzae é um pequeno lagarto tropidurídeo (60-80 mm CRA quando adulto) endêmico das restingas do Estado do Rio de Janeiro. Este lagarto ocorre da Restinga da Marambaia (23°05'S, 44°00'W) no sul do estado, a leste em Cabo Frio (22°53'S, 44°00'W) (Vanzolini & Ab'Saber, 1968; Rocha, 1986). L. lutzae está geralmente restrito aos habitats de praia alimentando-se de artrópodos do solo e folhas ou flores de algumas plantas da praia (Rocha, 1989a).

Métodos

Os dados sobre os mecanismos de defesa foram obtidos durante um estudo de dinâmica populacional e área de vida de L. lutzae realizado entre janeiro de 1986 a julho de 1987 (veja capítulo 1). Os lagartos foram marcados e recapturados numa área de aproximadamente 3,5 ha (70 m de largura x 500 m ao longo da praia). Durante cada excursão de campo (com intervalos de 15 dias), eu procurava os lagartos sistematicamente ao longo da área. Quando um lagarto era avistado, seu comportamento inicial era anotado e um esforço era feito para capturá-lo com a mão. Como os lagartos mudavam seu comportamento supostamente devido a ameaça causada pela aproximação do observador, seu comportamento anti-predador era anotado. Após cada captura o comprimento rostro anal (CRA) do lagarto foi anotado com precisão de 0,1 mm usando um paquímetro e o peso foi tomado com precisão de 0,2 g usando uma balança Pesola. O sexo do animal e as evidências e a posição de quebras da cauda foram também registrados. Para avaliar no campo a efetividade do comportamento de quebra de cauda de L. lutzae e o comportamento do animal quando preso por

partes do corpo como a cabeça ou a cauda, 20 lagartos foram pegos numa porção similar de suas caudas usando uma pinça (mas permitindo que o resto do corpo do lagarto permanecesse livre). Similarmente, 20 outros lagartos após localizados foram pressionados contra o substrato arenoso pela cabeça, usando a mesma pinça. Durante cada teste a resposta comportamental dos lagartos foi anotada.

O padrão geral de coloração de L. lutzae foi anotado, comparado com a do substrato (areia); as cores ou marcas do padrão que supostamente tem valor protetivo foram também assinaladas (veja Fig 1).

Ao longo do estudo, os casos de predação de L. lutzae ou as tentativas de captura por predadores potenciais no habitat de praia foram registrados.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Predadores

Durante o estudo, eu observei três espécies de predadores que atacaram Liolaemus lutzae: o anú-branco (Guira guira: Aves: Cuculidae), a coruja-buraqueira (Athene cunicularia: Aves: Strigidae) e a maria-farinha (Ocypode quadrata: Crustacea: Ocypodidae). O anú-branco foi observado procurando sistematicamente (para o comportamento de caça do anú-branco, veja Fandino-Marino, 1989) na areia em grupos de três a cinco aves, mas também solitariamente e, em duas ocasiões, foi visto capturando L. lutzae usando o bico. Magnanini & Filho (1964) reportaram a predação de L. lutzae pelo falcão Falco

fuscocaerulescens (= F. femoralis) (Falconidae) e o anu-branco, no habitat de praia na restinga da Barra da Tijuca na cidade do Rio de Janeiro. A coruja-buraqueira foi raramente observada voando e caçando no habitat de praia, mas uma vez foi vista capturando um L. lutzae que assoalhava sobre um pedaço de madeira. O forrageamento no solo é uma das táticas de caça descritas para A. cunicularia, cuja predação sobre lagartos é conhecida (Martins & Egler, 1990). Em uma ocasião, encontrei uma maria-farinha carregando uma fêmea de L. lutzae de aproximadamente 45,0 mm CRA, que ainda permanecia viva, o que exclui a possibilidade de alimentação em carniça. A predação de lagartos por marias-farinhas foi previamente relatada para Ameiva quadrilineata e para Basiliscus vittatus na praia de Tortuguero, Costa Rica (Hirth, 1963). Embora tanto L. lutzae quanto a maria-farinha façam tocas na areia do habitat de praia, em nenhuma ocasião ao longo do estudo eu observei os caranguejos entrando em tocas de L. lutzae. Todos predadores observados de L. lutzae são visualmente orientados e presumivelmente possuem a atividade de caça facilitada em áreas abertas como o habitat de praia. Tal pressão pode favorecer a evolução de defesas que atuarão contra predadores orientados visualmente.

Estratégias de defesa de Liolaemus lutzae

As estratégias de defesa em animais podem ser divididas em duas categorias principais: defesa primária e secundária (Edmunds, 1974). A defesa primária inclui fatores comportamentais e morfológicos, os quais operam independentemente da presença do predador potencial e diminuem a chance da presa

ser percebida ou descoberta por um predador (Edmunds, 1974). As defesas secundárias são aqueles mecanismos (respostas comportamentais) usados pela presa quando esta é descoberta pelo predador, i.e., quando ocorrem falhas nos mecanismos de defesa primária (Edmunds, 1974).

Entre os lagartos, pelo menos 40 mecanismos de defesa (incluindo defesas primárias e secundárias) foram reconhecidos (veja revisão em Greene, 1988) e algumas espécies podem ter um conjunto relativamente complexo deles (Schall & Pianka, 1980; Greene, 1988).

Ao longo do presente estudo, o conjunto de mecanismos de defesa comportamental e morfológica (incluindo defesa primária e secundária) que se segue, foi exibido por L. lutzae em Barra de Maricá.

Mecanismos de defesa primária

A maioria dos indivíduos de L. lutzae encontrados estava inicialmente parada sobre a areia, com a região ventral em contato com o substrato. Alguns lagartos estavam parcialmente enterrados mantendo os olhos, o topo da cabeça e o dorso expostos.

a) Coloração críptica - O padrão geral de coloração de L. lutzae é acinzentado com uma barra laranja no meio do dorso, lateralmente ornada com barras menores marrom e branca. Este padrão de coloração é muito similar à coloração geral do substrato arenoso (Fig 1) e para os olhos humanos, e presumivelmente também para alguns outros predadores visualmente

orientados, torna este lagarto críptico contra a areia. Muitas evidências sustentam a hipótese que a coloração críptica em répteis é importante para evitar ou diminuir a predação (veja Greene, 1988). O comportamento de um animal críptico deve acompanhar a sua coloração porque movimentos podem quebrar a cripticidade (Edmunds, 1974; Greene, 1988). Durante a maior parte de seu período de atividade, L. lutzae permanece imóvel na areia, intercalando poucos movimentos esporádicos (Rocha, 1985; 1988). Em uma área aberta como o habitat de praia de Barra de Maricá, a esparsa vegetação herbácea e as extensas áreas de areia descoberta podem facilitar predadores visualmente orientados a localizar suas presas. O fato de ser críptico contra a areia, reduz a chance de L. lutzae ser percebido por seus predadores potenciais o que aumenta sua chance de sobrevivência.

b) Marcas disruptivas (faixa nos olhos ou marcas obliterativas) - A região ocular de L. lutzae é ornada por uma faixa longitudinal preta conspícua e uma mais clara transversal que se cruzam próximo ao centro dos olhos (Fig 2). Desde que os olhos dos vertebrados constituem uma característica conspícua pela qual os predadores detectam e reconhecem presas crípticas, a disrupção do contorno dos olhos tende a dificultar o reconhecimento da presa (Cott, 1940; Edmunds, 1974).

Pela manhã, quando iniciando seu período de atividade, L. lutzae desloca-se para fora de sua toca, permanecendo enterrado na areia próximo à abertura da toca, mas com sua cabeça exposta ao sol para aquecer seu corpo (veja capítulo 2). Neste momento, quando o lagarto tem a temperatura corporal baixa

(Capítulo 1) (e supostamente possui baixo nível metabólico), ele é provavelmente mais susceptível à predação. Com a disrupção dos olhos, a cabeça exposta de L. lutzae pode permanecer críptica, diminuindo as chances de seu reconhecimento por um predador.

Mecanismos de defesa secundária

Durante a tentativa de captura de Liolaemus lutzae, os lagartos imóveis inicialmente mudaram sucessivamente seus comportamentos defensivos (Fig 3).

a) Escape locomotor - A maioria dos lagartos (88,3%; N=231) realizou escape locomotor (correndo) em resposta a suposta ameaça causada pela presença do observador (Fig 3a). A maioria dos escapes foi em direção à vegetação (47,5%; N=204) (Fig 3b), com frequência superior ao escape para qualquer outro tipo de abrigo (teste Z, $z=4,69$; $p < 0,01$). Após o escape para a vegetação, os lagartos usualmente permaneciam imóveis novamente. O escape locomotor de alguns lagartos ocorreu para baixo de detritos depositados pelas marés na praia (21,6%; N=204) ou por corridas seguidas por um "mergulho" na areia (23,5%; N=204), seguida pela imobilidade (Fig 3b). Não houve diferenças significativas entre estas duas últimas categorias de escape locomotor (teste Z, $z=-0,42$; $p > 0,05$). Após o mergulho, os lagartos permaneciam total ou parcialmente enterrados - muitos indivíduos somente enterravam suas cabeças (Fig 4). Desde que a maioria dos predadores reconhece as presas localizando suas cabeças, porção do corpo em que eles preferencialmente atacam (Edmunds, 1974), este comportamento pode causar aos predadores uma falha no

reconhecimento de L. lutzae no substrato arenoso. A fuga para a toca foi o tipo de escape menos frequentemente utilizado pelos lagartos (Fig 3). Durante o escape para as tocas, os lagartos usualmente seguiam uma rota definida, o que sugeriu que eles possuíam um conhecimento preciso da localização de suas aberturas, independente do local em que se encontravam ao ser iniciada a fuga. Existem evidências de que algumas espécies de lagartos possuem boa noção da localização de seus refúgios (Rand & Rand, 1966; Minton, 1966). O grau de orientação espacial dentro do habitat por um animal particular, provavelmente constitui um fator importante afetando sua probabilidade de sobrevivência.

O escape locomotor é um mecanismo de defesa largamente usado, no qual as presas movem-se para um lugar além do alcance imediato do predador, diminuindo a chance de ser capturado (Greene, 1988). Há diferentes tipos de escape locomotor relatados para lagartos (Greene, 1988), que em muitos casos são limitados pela capacidade aeróbica do animal (Bennet, 1980; Pough, 1983). Os tipos mais comuns de escape locomotor de lagartos são a fuga para fendas em rochas, para dentro água, para interior do substrato ou para dentro da vegetação (Greene, 1988). Embora L. lutzae tenha usado quatro categorias de escape locomotor, a fuga para a vegetação foi a mais frequente. A vegetação herbácea, especialmente aquelas plantas que possuem os mais elevados níveis de cobertura sobre a areia (Canavalia obtusifolia - Leguminosae, Phylloxerus portulacoides, Alternanthera maritima - Amaranthaceae e Ipomoea pes-caprae - Convolvulaceae)(Rocha, 1991), pode dificultar a captura da presa

reduzindo os movimentos do predador e a localização visual do lagarto. Durante este estudo, o esforço despendido para capturar um lagarto foi consideravelmente alto quando este fugia para a vegetação. Na praia, onde a maioria dos habitats é composto por areia descoberta, a vegetação constitui um importante item na dieta de L. lutzae (Rocha, 1989a; capítulo 3) e um abrigo importante para as temperaturas críticas durante os períodos mais quentes do dia (Rocha, 1988; capítulo 2). O presente estudo indica que a vegetação também exerce um importante papel no escape de L. lutzae dos predadores.

b) Autotomia caudal - A cauda de Liolaemus lutzae é facilmente autotomizada. Muitos indivíduos de ambos os sexos (machos = 28,8%; N=139 e fêmeas 24,4%; N=160), possuíam evidências de autotomia caudal ou regeneração da cauda, mas os sexos não diferiram significativamente nestas frequências (teste Z, $z=0,86$, $p=0,195$; N = 299). O número de lagartos com caudas autotomizadas ou regenerando aumentou significativamente com o aumento do tamanho dos lagartos (Fig 5). Isto pode ser resultado do maior tempo de exposição a predadores (e conseqüentemente, uma maior probabilidade do uso da autotomia caudal para escape) por L. lutzae mais velhos quando comparado aos mais jovens. Quando os lagartos foram seguros pelas suas caudas, 65,0% (N = 20) deles autotomizaram as caudas prontamente e escaparam correndo. De forma similar ao observado em outras espécies de lagartos (Clark, 1971), as porções autotomizadas da cauda de L. lutzae moviam-se rapidamente para um lado e para outro por um período de até dois minutos. Alguns estudos têm demonstrado que o movimento da

cauda, subsequente a autotomia, distrai o predador e aumenta o tempo de manipulação pelo predador da parte da cauda autotomizada, resultando em tempo adicional e chance ao lagarto de fugir (Dial & Fitzpatrick, 1983).

A importância da cauda para o aumento da chance de escapar de predadores tem sido sugerida para algumas espécies de lagartos por vários autores (e.g. Congdom et al., 1974; Vitt et al., 1977; 1981; Vitt & Ballinger, 1982; Ballinger et al., 1979; Schoener, 1979; Jacksic & Fuentes, 1980; Schall & Planka, 1980; Arnold, 1988). As vantagens da autotomia caudal são óbvias, mas há também custos associados tais como a redução na taxa de crescimento durante a regeneração da cauda (Zweifel & Lowe, 1966; Ballinger & Tinkle, 1979; Arnold, 1988), redução no sucesso reprodutivo (Dial & Fitzpatrick, 1981; Arnold, 1988), perda de reservas energéticas (Vitt et al., 1977; Arnold, 1988) e perda do status social (Fox & Rostker, 1982). Os lagartos podem também perder as caudas durante encontros agonísticos intraespecíficos (Vitt et al., 1974; Vitt, 1981), o que pode produzir diferenças sexuais na frequência de quebra de cauda entre os sexos. Embora existam evidências da ocorrência de interações agonísticas entre machos de L. lutzae, especialmente durante a estação reprodutiva (Rocha, 1989b; no prelo), a ocorrência de autotomia caudal em L. lutzae de todos os tamanhos e na mesma proporção para machos e fêmeas, indica que a quebra da cauda como resultado de encontros intraespecíficos nesta espécie, seexistente, é de menor importância.

O considerável número de L. lutzae com a cauda partida

dentro da população estudada (incluindo todas as classes de tamanho), a efetividade da autotomia (como uma tática de escape) e a ausência de diferença sexual na frequência de caudas autotomizadas, sugerem que a autotomia constitua um importante mecanismo de defesa para L. lutzae.

As frequências de caudas autotomizadas têm sido usadas como uma medida da taxa de predação relativa (Rand, 1954; Schall & Pianka, 1980), mas deve-se ser cauteloso com as conclusões desde que essas frequências poderiam indicar primariamente uma medida da eficiência do predador (veja Schoener, 1979 para discussão). Não tenho evidências consistentes com as hipóteses de que o número de L. lutzae apresentando caudas partidas em Barra de Maricá reflita o nível de pressão do predador ou a eficiência do predador no habitat de praia .

c) Ondulação da cauda - Quando L. lutzae foi preso pela cabeça ou pelo corpo, a maioria dos lagartos (85,0%; N=20) ondulou a cauda, sendo o mesmo comportamento frequentemente observado durante o manuseio. A ondulação da cauda é um mecanismo de distração usado por alguns lagartos para desviar o ataque do predador das partes vitais do corpo (Vitt, 1983; Daniels et al., 1986; Greene, 1988). De acordo com Vitt (1983), lagartos cripticos de estratégia de caça sedentária, em geral são detectados apenas quando o predador se encontra à pequena distância destes e, neste momento a ondulação da cauda do lagarto pode distrair o predador permitindo um escape locomotor ou a autotomia. Desde que os predadores em geral são atraídos pelo movimento das presas, a ondulação da

cauda provavelmente constitui um importante mecanismo pelo qual L. lutzae pode desviar a atenção do predador para uma porção do corpo que pode ser perdida por autotomia e facilmente regenerada.

d) Comportamento deimático (ameaça) - Em seis ocasiões (Fig 3) Liolaemus lutzae adotou uma postura de ameaça durante as tentativas de captura (Fig 6). Durante o comportamento deimático, os lagartos adotaram uma postura elevada, mantendo as patas dianteiras estendidas, enquanto a boca era aberta (Fig 6 b e c) e a língua vermelha exposta (Fig 6c). Em quatro das ocasiões em que este comportamento ocorreu, quando o autor fez a captura com a mão, os lagartos morderam a mão vigorosamente. A postura de ameaça não foi observada em jovens.

A ameaça é uma resposta comportamental pela qual um animal exposto a um predador potencial adota uma postura característica, a qual pode demover o ataque pelo predador (veja Edmunds, 1974; Greene, 1988 para posterior discussão). A ameaça difere do blefe nas consequências para o predador: a presa quando está blefando simula movimentos agressivos e um ataque pelo predador não resulta em injúria causada pela presa (Greene, 1988). Desde que no habitat de praia os predadores de L. lutzae são visualmente orientados, a ameaça pode ter valor de sobrevivência para L. lutzae, porque este pode demover o predador do ataque ou o lagarto pode adquirir uma chance adicional para escapar enquanto o predador hesita. A ocorrência do comportamento de ameaça somente em adultos de L. lutzae pode ser resultado do tamanho, porque o porte da presa relativo ao do predador parece ser um fator que influencia na efetividade da

ameaça como defesa (Edmunds, 1974; Greene, 1988).

e) Imobilidade tônica - Em algumas ocasiões enquanto eu manuseava L. lutzae para marcar e medir, alguns lagartos adotaram o comportamento denominado imobilidade tônica, fingindo-se de mortos (Fig 7). A imobilidade tônica (simulação de morte ou tanatose) é um mecanismo defensivo pelo qual a presa simulando-se morta, pode inibir o ataque de um predador potencial (Edmunds, 1974). Durante a imobilidade tônica, L. lutzae usualmente mantinha os olhos fechados e o corpo não mostrava resposta externa a estímulos. Este comportamento foi observado tanto para machos quanto para fêmeas de diferentes tamanhos e foi ainda comum em jovens. Entre os lagartos, a imobilidade tônica é um comportamento raramente observado em situações naturais (Greene, 1988), mas o manuseio pode induzir este comportamento em várias espécies (Prestrude & Crawford, 1970; Greene et al., 1978). Como muitos predadores evitam atacar presas sem movimento (Edmunds, 1974), fingindo-se de morto L. lutzae pode causar ao predador a perda de interesse, ganhando uma chance adicional para escapar da predação.

CONCLUSOES

Este estudo indica que L. lutzae desenvolveu um conjunto de características morfológicas e comportamentais que pode aumentar suas chances de evitar e/ou escapar de predadores potenciais num habitat aberto de praia. A maioria dos mecanismos de defesa sugerida pode atuar simultaneamente (Fig 8).

Desde que os predadores podem aprender um comportamento

particular de defesa da presa, alguns lagartos evoluíram uma diversidade de mecanismos de defesa que diminui a chance de serem capturados (Schall & Pianka, 1980). O conjunto de mecanismos de defesas de L. lutzae aqui descrito pode ser considerado como uma forma comportamental e morfológica de "diversidade de aspecto" (cf. Rand, 1967), que evoluiu como resultado do presumível elevado nível de pressão de predação no habitat aberto de praia. A posse de tal conjunto de mecanismos de defesa pode explicar em parte porque L. lutzae é a única espécie de lagarto ocupando o habitat de praia em Barra de Maricá e em outros habitats de dunas arenosas similares no Rio de Janeiro.

Agradecimentos - Este estudo é uma porção da Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Biologia (Ecologia) do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Agradeço a meu orientador Augusto S. Abe pelo apoio ao longo de todo o estudo e a muitos colegas que em diferentes ocasiões ajudaram-me no trabalho de campo, mas particularmente a H.G. Bergallo, M. Van Sluys, P.R. Moutinho, C.B.A. Ramos, F.H. Vale, R. Fialho e A.F.B. Araújo. Ivan Sazima, M. Martins, A.S. Abe, H.G. Bergallo W. R. Silva, M.T. Rodrigues, C. Haddad e M. Van Sluys revisaram o manuscrito oferecendo valiosas sugestões. O apoio de H.G. Bergallo foi fundamental em numerosos aspectos ao longo do estudo. Também sou grato a Comissão de Apoio ao Docente e a Sub-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, que forneceu apoio econômico e logístico para as viagens de campo. Este estudo foi parcialmente subvencionado com bolsa do

Conselho Nacional do Desenvolvimento Científico e Tecnológico -
CNPq, processo n^o 840240 89-9.

LITERATURA CITADA

- Araújo, A.F.B. 1984. Padrões de divisão de recursos em uma comunidade de lagartos de restinga. In Restingas: Origem, Estrutura, Processos. L.D. Lacerda; D.S.D. Araújo; R. Cerqueira e B. Turcq (Orgs.). CEUFF, Niterói, 477 pp.
- Arnold, E.N. 1988. Caudal autotomy as defence. In Biology of the Reptilia, vol. 16, Ecology B. C. Gans and R.B. Huey (Eds.). Alan R. Liss, Inc. New York, 659 pp.
- Ballinger, R.E.; Neitfeldt J.W. & Krupa J.J. 1979. An experimental analysis of the role of the tail in attaining high running speed in Cnemidophorus sexlineatus (Reptilia: Squamata: Sauria). Herpetologica 35:114-116.
- Ballinger, R.E. & Tinkle D.W. 1979. On the cost of tail regeneration to body growth in lizards. J. Herpetol. 13:374-375.
- Banta, B. 1957. Lizards eaten by scorpions. Herpetologica 13:202.
- Bauer, A.M. 1990. Geckonid lizards as prey of invertebrates and predators of vertebrates. Herp. Review 21(4):83-87.
- Bennet, A.F. 1980. The metabolic foundations of vertebrate behavior. Bioscience 30:444-469.
- Butler, W.H. 1970. A record of an invertebrate preying on a vertebrate. West. Aust. Nat. 11:146.
- Clarck, D.R. 1971. The strategy of tail autotomy in the ground skink Lygosoma laterale. J. Exp. Zool. 176:295-302.

- Cokendolpher, J. 1977. Comments on a lizard-eating Argiope (Araneidae:Aranae). J. Arachnol. 5:184.
- Congdon, J.D.; Vitt L.J. & King W.W. 1974. Geckos: Adaptive significance and energetics of tail autotomy. Science 184:1379-1380.
- Cott, H. G. 1940. Adaptive coloration in animals. Methuen and Co., London.
- Daniels, C.B.; Flaherty S.P. & Simbotwe M.P. 1986. Tail size and effectiveness of autotomy in a lizard. J. Herpetol. 20:93-96.
- Demeter, A. 1982. Prey of the spotted eagle-owl Bufo africanus in the Awash National Park, Ethiopia. Bonn. Zool. Beitr. 33:283-292.
- Dial, B.E. & Fitzpatrick, L.C. 1981. The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard Coleonyx brevis (Sauria:Geckonidae). Oecologia 51:310-317.
- Dial, B.E. & Fitzpatrick, L.C. 1983. Lizard tail autotomy: function and energetics of post autotomy tail movement in Scincella lateralis. Science 219:391-393.
- Duellman, W.E. 1978. The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans. 65:352 pp.
- Edmunds, M. 1974. Defence in animals. Logman Group Ltd, New York, 357 pp.
- Fandino-Mariño, H. 1989. A comunicação sonora do anú-branco. Avaliações eco-etológicas e evolutivas. Ed. Unicamp, 302 p.
- Fox, S.F. & Rostker, M.A. 1982. Social cost of tail loss in Uta

- stanaburiana. Science 218: 692-693.
- Fuentes, E.R. & Ipinza, J. 1979. A note on the diet of Liolaemus monticola (Reptilia: Lacertilia: Iguanidae). J. Herpetol. 123-124.
- Greene, H.W. 1982. Dietary and phenotypic diversity in lizards: Why are some organisms specialized? pp. 107-128. In D. Mossakowski & G. Roth (Eds.). Environmental adaptations and evolution. Gustav Fisher, New York.
- Greene, H.W. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles. pp 1-50 In C. Gans and R.B. Huey (Eds.) Biology of the Reptilia Vol. 16, Ecology b, Alan R. Liss, Inc. New York.
- Greene, H.W., Burghardt, G.M. and Rand, A.S. 1978. Predation and the defensive behavior of green iguanas (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). J. Herpetol. 12:169-176.
- Groves, J.D. and Groves, F. 1978. Spider predation on Amphibians and reptiles. Bull.Maryland Herp. Soc. 14:44-46.
- Hadley, N.F. and Williams, S.C. 1968. Surface activities of some North American scorpions in relation to feeding. Ecology 49: 727-734.
- Henriques, R.P.B., Meirelles, M.L. and Hay, J.D. 1984. Ordenação e distribuição de espécies das comunidades vegetais na praia da restinga de Barra de Maricá, RJ. Rev. Bras. Bot. 7: 27-36.
- Hirth, H.F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. Ecological Monographs 33:83-112.
- Jaksic, F.M. and Fuentes, E.R. 1980. Correlates of tail losses in twelve species of Liolaemus lizards. J. Herpetol. 14: 137-141.
- Magnanini, A. and Filho, A.F.C. 1964. Animais da praia.

- Secretaria de Economia do Estado da Guanabara, Departamento de Recursos Naturais, 60 pp.
- Martins, M. and Egler, S. 1990. Comportamento de caça em um casal de corujas buraqueiras (Athene cunicularia) na região de Campinas, São paulo, Brasil. Rev. Bras. Biol. 50:579-584.
- McKinney, C.O., and Ballinger, R.E. 1966. Snakes predators of lizards in western Texas. Southwestern Nat. 11: 410-412.
- Minton, S.A. 1966. A contribution to the herpetology of west Pakistan. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 134: 27-184.
- Nimer, F. 1972. Climatologia da região sudeste do Brasil - Introdução a climatologia dinâmica - Subsídios a Geografia regional do Brasil. Rev Bras. Geografia 34: 3-48.
- Nimer, F. 1979. Climatologia do Brasil. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 422 pp. Rio de Janeiro, Brasil.
- Prestrude, A.M. and Crawford, F.T. 1970. Tonic immobility in the lizard Iguana iguana. Anim. Behav. 18: 391-395.
- Pough, F.H. 1983. Amphibians and reptiles as low energy systems. pp. 141-188 In Behavioral energetics. W.P. Aspey and S.I. Lustic (Eds Ohio State Univ. Press., Columbus.
- Rand, A.S. 1954. Variation and predator pressure in an island and mainland population of lizards. Copeia (1954): 260-262.
- Rand, A.S. 1967. Predator-prey interaction and the Evolution of aspect diversity. atas do Simposio sobre a Biota Amazônica vol. 5: 73-83.
- Rand, A.S. and Rand, P.J. 1966. Aspects of the ecology of the iguanid lizard Tropidurus torquatus at Belem, Pará. Smithsonian Misc. Coll. 151: 1-16.

- Rocha, C.F.D. 1985. Ecologia de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae) na Restinga de Barra de Maricá, RJ. Bachelor Thesis, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 104 pp.
- Rocha, C.F.D. 1986. Distribuição geográfica de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae): Um lagarto endêmico do Estado do Rio de Janeiro. Bol. F.B.C.N. 21: 163-167.
- Rocha, C.F.D. 1988. Ritmo de atividade e microclimatologia do habitat de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae). Anais Sem. Reg. Ecol. São Carlos VI: 269-281.
- Rocha, C.F.D., 1989a. Diet of a tropical lizard (Liolaemus lutzae) of Southeastern Brazil. J. herpetol. 23: 292-294.
- Rocha, C.F.D. 1989b. Estrategia e ciclo reprodutivo de Liolaemus lutzae (Sauria: Iguanidae) na restinga da Barra de Maricá, RJ. Tese de Mestrado, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, 104 p.
- Rocha, C.F.D. 1991. Composição do habitat e uso do espaço por Liolaemus lutzae (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga brasileira. Rev Bras. Biol. 51(4): In press.
- Rodda, G.H. and Burghardt, G.M. 1985. Life history notes: Iguana iguana (Terrestriality). Herp. Review 16:112.
- Rocha, C.F.D., no prelo. Sexual dimorphism in the sand lizard Liolaemus lutzae of Southeastern Brazil. An. II Congr. Latino Americano de Herpetologia.
- Schall, J.J. and Pianka, E.R. 1980. Evolution of escape behavior diversity. The Amer. Natur. 115:551-566.

- Schoener, T.W. 1979. Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies. *Ecology* 60: 1110-1115.
- Shine, R. 1977. Habitats, diet and sympatry in snakes: a study from Australia. *Can.J. Zool.* 55: 1118-1128.
- Suguio, K. and Tessler, 1984. Planícies de cordões litorâneos Quaternários do Brasil: Origem e nomenclatura. in Lacerda L.D., Araujo, D.S.D., Cerqueira, R. and Turcq, B. (Orgs.), *Restingas: Origem, Estrutura, Processos* (Niteroi, RJ, Centro Editorial da Universidade Federal Fluminense), pp 15-25.
- Tuttle, M.D. 1967. Predation by Chrotopterus auritus on geckos. *J. Mammal.* 48:319.
- Vanzolini, P.E. and Ab'Saber, A. 1968. Divergence rate in South American lizards of the genus Liolaemus (Sauria: Iguanidae). *Papeis Avulsos de Zoologia da Universidade de São Paulo* 21: 205-208
- Vaughn, T.A. 1976. Nocturnal behavior of the African false vampire bat (Cardioderma cor). *J. Mammal.* 57: 227-248.
- Vitt, L.J. 1981. Tail autotomy and regeneration in the tropical skink Mabuva heathi. *J. Herpetol.* 15: 454-457.
- Vitt, L.J. 1983. Tail loss in lizards: the significance of foraging and predator escape modes. *Herpetologica* 39: 151-162.
- Vitt, L.J. and Ballinger, R.E. 1982. The adaptive significance of a complex caudal adaptation in the tropical geckonid lizard Lygodactylus klugei. *Can. J. Zool.* 60: 2582-2587.
- Vitt, L.J. Congdon, J.D., Hulse, A.C. and Platz, J.E. 1974.

- Territorial aggressive encounters and tail breaks in the lizard
Sceloporus magister. Copeia (1974):990-993.
- Vitt, L.J. , Congdon, J.D. and Dickson, N.A. 1977. Adaptive
strategies and energetics of tail autotomy in lizards.
Ecology 58: 326-337.
- Zweifel, R.G. and Lowe, C.H. 1966. The ecology of a population of
Xantusia vigilis, the desert night lizard. Amer. Mus.
Novitates 2247: 1-57.

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1 - Padrão geral de coloração de Liolaemus lutzae na restinga de Barra de Maricá, mostrando a coloração críptica do lagarto contra o substrato arenoso do habitat de praia.

Figura 2 - Marcas disruptivas (faixas nos olhos) na região ocular de Liolaemus lutzae na restinga de Barra de Maricá.

Figura 3 - Frequências dos tipos de táticas de defesas secundárias (a) e frequências dos tipos de escape locomotor (b) realizados por Liolaemus lutzae na restinga de Barra de Maricá.

Figura 4 - Mergulho na areia executado por Liolaemus lutzae, no qual o lagarto esconde a cabeça na areia mas seu dorso e cauda permanecem expostos.

Figura 5 - Frequências de autotomia caudal em cada classe de tamanho (CRA em mm) de Liolaemus lutzae em Barra de Maricá. As barras com diferentes letras indicam diferenças estatísticas entre as classes de idade a $p < 0,01$ (teste-Z). Os números entre parêntesis indicam o tamanho da amostra.

Figura 6 - Sequência de comportamento deimático realizado por Liolaemus lutzae na presença de um predador potencial. O comportamento começa com o lagarto virando a cabeça e o corpo na direção da fonte de ameaça (a); após, o lagarto adota uma postura elevada mantendo as patas dianteiras estendidas (b) enquanto a boca é aberta e a língua vermelha exposta (c).

Figura 7 - Imobilidade tônica (simulação de morte) realizada por Liolaemus lutzae durante manuseio.

Figura 8 - Etograma dos mecanismos defensivos observados em Liolaemus lutzae no habitat de praia da restinga da Barra de Marica.

FIG 1

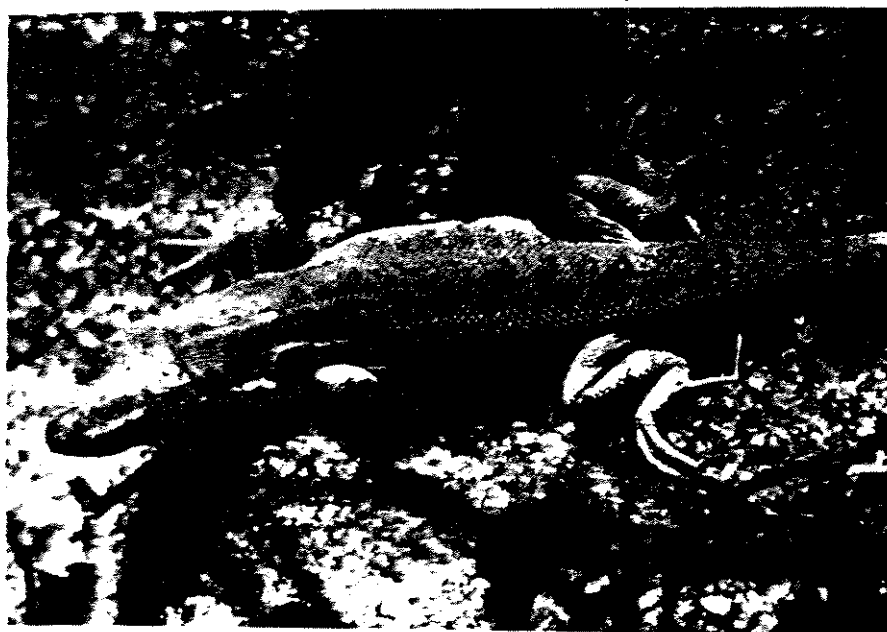


FIG 2

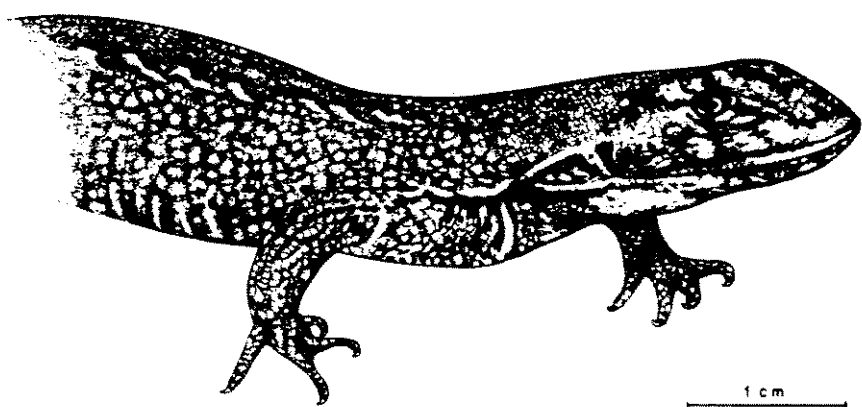


FIG 3

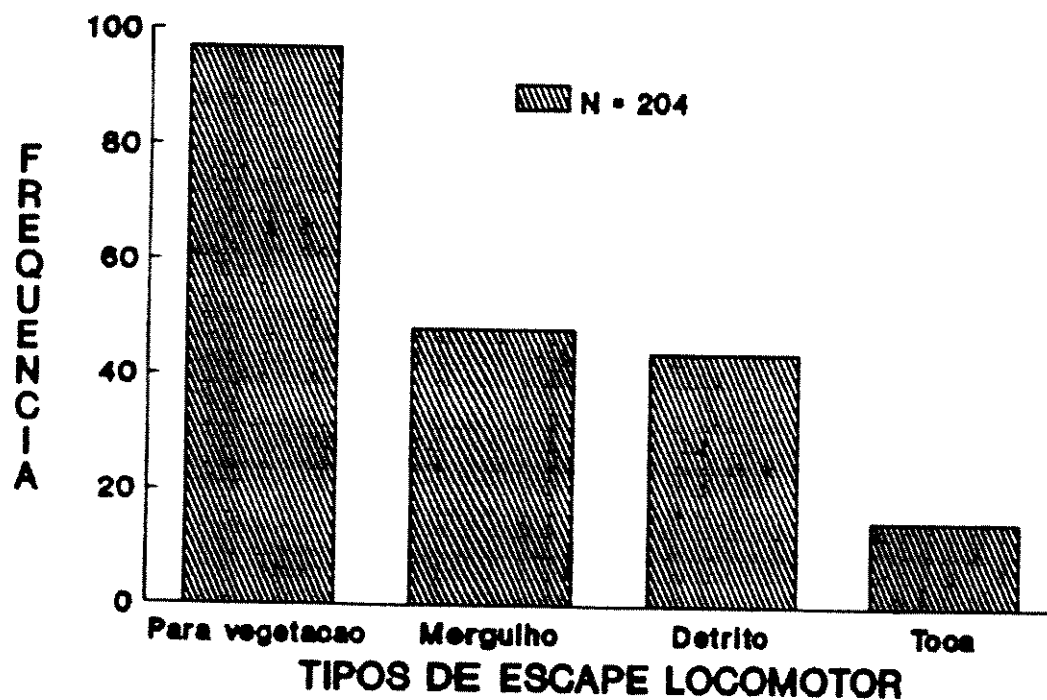
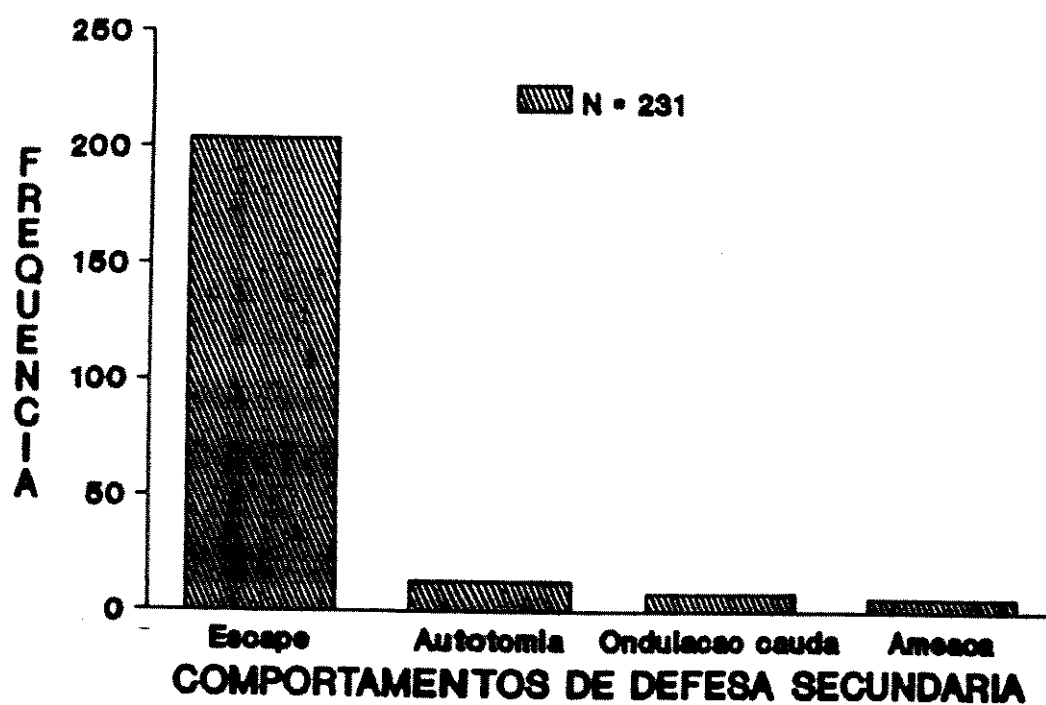


FIG 4



FIG 5

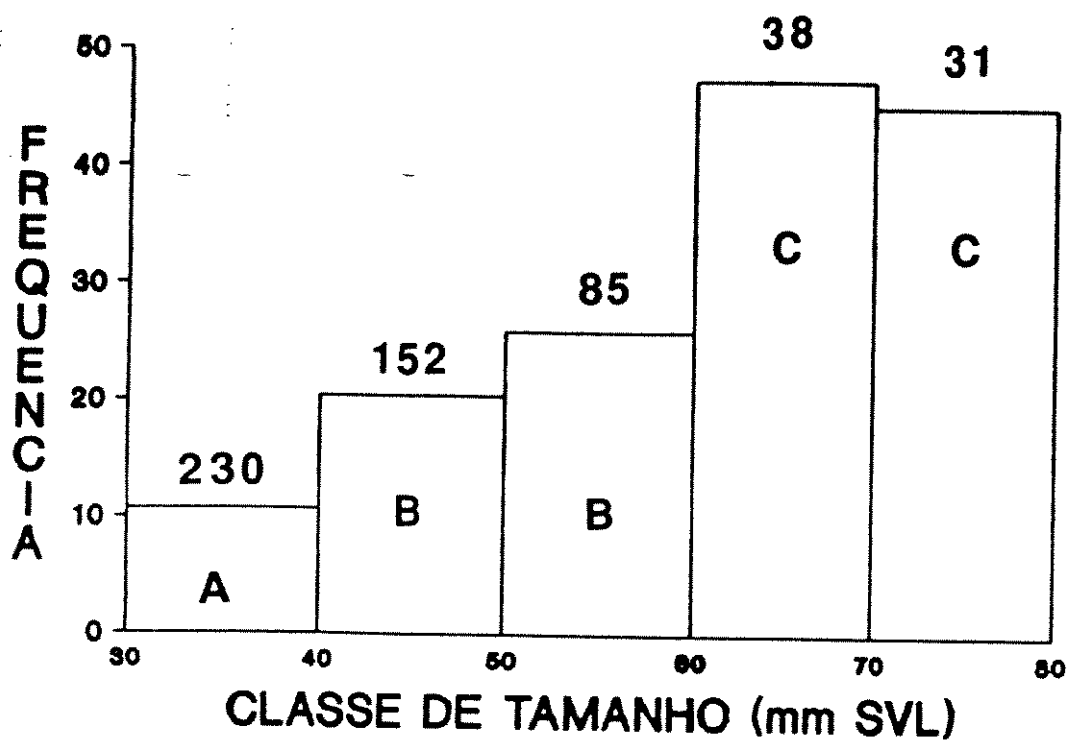


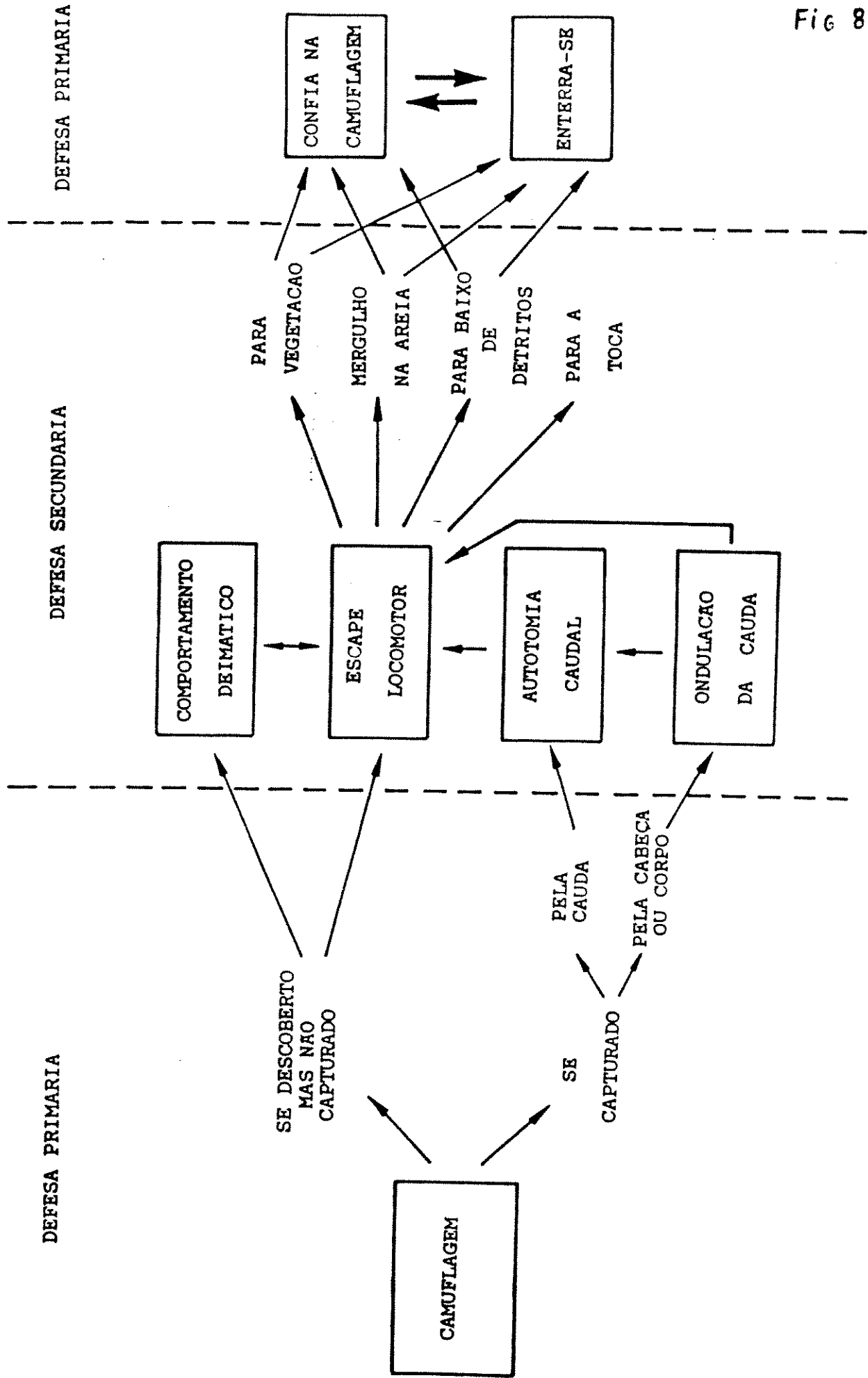
FIG 6



Fig 7



Fig 8



EPILOGO

O presente estudo oferece uma visão ampla de diversos aspectos da ecologia da Lagartixa-da-areia (Liolaemus lutzae), uma espécie endêmica das restingas do Rio de Janeiro.

O habitat de praia de restinga é um ambiente com características pouco favoráveis à ocupação por lagartos (com temperaturas elevadas, pouca cobertura e diversidade de vegetação, baixa umidade e complexidade estrutural do habitat, pobreza em artrópodos). Isto faz de L. lutzae uma espécie de especial interesse, por ela contornar esses problemas e ser a única, entre as espécies da área, bem sucedida neste habitat. As informações apresentadas neste estudo auxiliam a compreender como L. lutzae interage com o ambiente e como os vários aspectos de sua ecologia se interrelacionam.

A solução para Liolaemus lutzae ocupar e manter-se em um ambiente sazonal é produzir prole sazonalmente, ajustando o recrutamento para o período mais favorável aos jovens, que é o de maior pluviosidade. A pluviosidade por sua vez aumenta a produtividade de artrópodos, que constituem fonte fundamental de proteína para o crescimento dos jovens. Contudo, como a produtividade de artrópodos e a disponibilidade de água na área são baixas, diminuindo acentuadamente com o término da época úmida e o início da estação seca, o consumo de plantas como fonte alimentar adicional permite a L. lutzae manter-se no habitat de praia, obtendo a proteína e a água necessárias ao seu crescimento e manutenção. Para isto, L. lutzae seleciona, entre as plantas do habitat, aquelas que oferecem o maior recurso em proteína,

água e açúcares por unidade vegetal.

Com a matéria vegetal, vem associada a celulose, elemento de baixa digestibilidade, que requer necessidades térmicas adicionais, tornando o alimento vegetal desvantajoso para a grande parte das espécies de lagartos, especialmente as de pequeno tamanho. Para L. lutzae, independente de seu pequeno tamanho corporal, a elevada taxa de material vegetal na dieta e as características das plantas que consome, mostram que o consumo vegetal é vantajoso. Esta vantagem, parece ser em parte explicada pelas características térmicas do ambiente de praia, em que, as temperaturas, ao serem consideravelmente elevadas em relação à corpórea do lagarto (que obtém grande parte de seu calor passivamente do calor do substrato), resultam em baixo custo de termorregulação, tornando o consumo vegetal fisiologicamente possível.

A variação ontogenética de carnívoro a onívoro na dieta por L. lutzae parece ser um elemento-chave para a persistência deste lagarto no habitat de praia, pois, no momento em que o lagarto encontra-se em crescimento ativo e numa fase crítica da vida, ocorre a diminuição dos artrópodos no ambiente.

O aumento progressivo do consumo de material vegetal, por sua vez reflete na comunidade de nematódeos endoparasitas do tubo digestivo de L. lutzae. Ao aumentar o consumo vegetal com o tamanho, L. lutzae diminui a taxa de ingestão de artrópodos que constituem hospedeiros intermediários dos nematódeos. O resultado da diminuição da ingestão de hospedeiros intermediários potenciais é o empobrecimento da fauna e abundância de nematódeos

do tubo digestivo do lagarto, com o aumento do tamanho e a mudança na dieta.

Liolaemus lutzae possui características comportamentais fundamentais para enfrentar os problemas de estresse térmico do habitat de praia, associadas aos riscos de predação de uma área aberta. Seus hábitos cripticos, seleção por locais do habitat em que fique protegido por detritos ou vegetação, capacidade de se enterrar, têm importância não apenas para diminuir a exposição às elevadas temperaturas do habitat (que podem ser letais a lagartos), mas também para a proteção contra predadores. Outros mecanismos de defesa contra predadores, como o padrão de coloração similar à areia da praia, comportamentos de fuga, capacidade de autotomizar a cauda, presumivelmente diminuem a possibilidade de L. lutzae ser localizado e capturado, facilitando sua sobrevivência no habitat de praia.

Evidentemente, há ainda diversos aspectos a serem compreendidos sobre a ecologia de L. lutzae, mas os aqui abordados mostram, em parte, como este lagarto interage com o ambiente hostil (para outras espécies) do habitat de praia, fazendo dele seu habitat característico e ajudam a explicar porque esta é a única espécie de lagarto, entre as de Barra de Maricá, a ocupar com sucesso o habitat de praia.

Muito mais que respostas, as informações aqui obtidas oferecem novas perguntas e novos pontos de partida para o estudo e a compreensão da ecologia de L. lutzae e de outros lagartos de restinga.