

COMPORTAMENTO DE TERMORREGULAÇÃO EM LAGARTOS BRASILEIROS

Carlos Frederico D. Rocha^{1}, Monique Van Sluys¹, Davor Vrcibradic¹, Mara Cíntia Kiefer¹, Vanderlaine Amaral de Menezes¹ & Carla da Costa Siqueira²*

¹ Departamento de Ecologia, IBRAG, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier 524, Maracanã, 20550-013, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Av. Carlos Chagas Filho 373 Bl. A, Cidade Universitária, 21941-902, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

*E-mail: cfdrocha@uerj.br

RESUMO

Um dos mais complexos mecanismos de regulação da temperatura corpórea é encontrado entre os répteis, e nos lagartos, este mecanismo atinge um destacável grau de refinamento em que o comportamento é um fator preponderante. No presente artigo apresentamos uma revisão do conjunto de elementos envolvidos no comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. Nesta ampla revisão abordamos aspectos como a termorregulação como processo fisiológico e comportamental nos lagartos, o efeito e a relação entre a filogenia e a temperatura corpórea em atividade, as fontes ambientais de calor, a termorregulação e os custos associados na regulação comportamental da temperatura corpórea, a complexa interrelação entre temperatura corpórea, intensidade de forrageamento e dieta, e a relação entre a termorregulação e outros aspectos da história de vida como o grau de herbivoria e o estado reprodutivo. Com base nas mais variadas fontes de informação disponíveis sobre regulação da temperatura corpórea em lagartos brasileiros, fornecemos também uma relevante revisão sobre o tema e um estado da arte do conhecimento sobre o comportamento de termorregulação nos lagartos brasileiros.

Palavras-chave: Temperatura corpórea, intensidade de atividade, processos fisiológicos.

ABSTRACT

THERMOREGULATORY BEHAVIOR IN BRAZILIAN LIZARDS. Reptiles present one of the most complex mechanisms found within vertebrates to regulate body temperature. In lizards, this regulation mechanism achieves a remarkable degree of refinement in which behavior plays a crucial role. The present review deals with a set of factors of thermoregulation in Brazilian lizards, illustrating it as the result of a physiological and behavioral process in lizards and discussing other factors such as the relationship between phylogeny and body temperature in activity, the environmental sources of heat, the costs of behaviors associated with thermoregulation, the complex relationships between body temperature, foraging intensity and diet, and the relationship between thermoregulation and some aspects of their life history such as degree of herbivory and reproductive condition. Based on various sources of information available on body temperature regulation by Brazilian lizards, we aimed at providing a comprehensive review on the subject of thermoregulatory behaviors in Brazilian lizards.

Keywords: Body temperature, activity intensity, physiological process.

RESUMEN

COMPORTAMIENTO DE TERMORREGULACIÓN EN LAGARTOS BRASILENOS. Uno de los más complejos mecanismos de regulación de la temperatura corporal es encontrado en réptiles. En los lagartos, este mecanismo alcanza un grado destacado de refinamiento en que el comportamiento es un factor determinante. En este artículo presentamos una revisión de los elementos involucrados en el comportamiento de termorregulación de los lagartos brasileiros. En esta amplia revisión discutimos tópicos como: la termorregulación como proceso fisiológico y de comportamiento en los lagartos, el efecto y la relación entre la filogenia y la temperatura corporal en actividad, las fuentes ambientales de calor, la termorregulación y los costos asociados a la regulación de la temperatura corporal a través del comportamiento, la compleja interrelación entre temperatura corporal, intensidad de forrajeo y dieta, y la relación entre la termorregulación

y otros aspectos de la historia de vida como el grado de herbivoría y el estado reproductivo. Con base en las más variadas fuentes de información disponibles sobre regulación de la temperatura corporal en lagartos brasileros, proporcionamos también una relevante revisión sobre el tema y un estado del arte del conocimiento sobre el comportamiento de termorregulación en los lagartos brasileros.

Palabras clave: Temperatura corporal, intensidad de la actividad, procesos fisiológicos.

A TERMORREGULAÇÃO COMO PROCESSO FISIOLÓGICO E COMPORTAMENTAL NOS LAGARTOS

Um dos mais complexos mecanismos de regulação da temperatura corpórea é encontrado entre os répteis, e nos lagartos, este mecanismo atinge um destacável grau de refinamento (Bogert 1949, 1959). Como a temperatura é um dos fatores físicos mais importantes na ecologia de lagartos, grande parte da atividade diária de várias espécies é gasta em interações com o ambiente térmico. Nesses organismos, a manutenção de uma temperatura corpórea apropriada para as atividades metabólicas envolve, de forma complexa, sinérgica e equilibrada, a fisiologia e o comportamento. O papel ecológico desempenhado pela perda e ganho de calor por um indivíduo depende tanto do hábitat em que ele se encontra quanto da atividade (como forrageamento, reprodução e interações sociais) que esteja realizando naquele momento (Bogert 1959, Heatwole & Taylor 1987).

A manutenção da temperatura corpórea dentro de limites adequados ao seu metabolismo é fundamental para a sobrevivência do indivíduo (Huey & Slatkin 1976). Assim, quando ativos, os lagartos mantêm sua temperatura corpórea dentro de uma determinada faixa, que pode variar entre diferentes espécies (Brattstrom 1965, Pough & Gans 1982). A temperatura em uma espécie de lagarto varia desde valores mínimos (que permitem o início de atividade do lagarto no ambiente) até máximos de temperatura tolerados (Brattstrom 1965). Embora até meados do século vinte tenha predominado a idéia de manutenção de uma determinada temperatura “ótima” para as diferentes espécies de lagartos (ex. Cowles & Bogert 1944, Bogert 1949, 1959), na realidade não há uma temperatura “ótima” única mas vários “ótimos” dependendo da atividade em curso (Huey 1982, Pough 1983). Ao longo de sua atividade diária, um lagarto realiza diversas atividades que incluem o forrageamento, a digestão de alimentos consumidos,

as interações intra e interespecíficas como demarcação e defesa de território, a corte, o acasalamento e a reprodução. Os processos comportamentais e fisiológicos envolvidos em cada uma dessas atividades ocorrem sob determinadas temperaturas corpóreas que são fisiologicamente mais apropriadas a cada uma delas (Avery 1982, Huey 1982, Pough 1983). Assim, por exemplo, as temperaturas mais apropriadas para um lagarto forragear e depois para realizar a digestão não são necessariamente as mesmas. Mesmo para um processo como a digestão, as temperaturas mais apropriadas podem diferir, dependendo do tipo de alimento predominantemente consumido (i.e. se de origem animal ou vegetal) (ex. Janzen 1973, Zimmerman & Tracy 1989).

Dessa forma, o mais apropriado é conhecer o espectro de temperaturas necessárias para a realização do conjunto de atividades realizadas no curso diário da atividade do lagarto, o que aponta de forma geral para uma temperatura específica para cada espécie, a qual pode ser expressa pela média das temperaturas mantidas durante a atividade.

O EFEITO E A RELAÇÃO ENTRE A FILOGENIA E A TEMPERATURA CORPÓREA EM ATIVIDADE

Na expressão das temperaturas corpóreas específicas a cada espécie há, evidentemente, um importante componente da filogenia (Bogert 1949, Kohlsdorf & Navas 2006). Muitas famílias e gêneros de lagartos mantêm uma correspondência e conservatividade em termos da temperatura corpórea em atividade, uma tendência já percebida em meados do século passado na literatura (Bogert 1949, 1959) e amplamente demonstrada em estudos mais recentes (ex. Crowley 1985, Van Damme *et al.* 1990, Colli & Paiva 1997, Andrews 1998, Mesquita & Colli 2003a, Kiefer *et al.* 2005). Como resultado, a tendência geral influenciada pela filogenia é a de que haja uma maior similaridade nas temperaturas corpóreas entre espécies de mesmo

gênero ou família, mesmo vivendo em ambientes distintos, do que entre espécies de famílias diferentes vivendo simpatricamente (Bogert 1949, Bowker *et al.* 1986, Colli & Paiva 1997). Embora a filogenia tenha um importante componente na determinação da temperatura corpórea, algumas exceções a esta tendência de homogeneidade intragenérica podem ser encontradas, principalmente quando os ambientes atuam como forte elemento influenciando a expressão local da temperatura corpórea (ex. em *Liolaemus*: Jaksic & Schwenk 1983; em *Anolis*: Huey & Slatkin 1976, Hertz *et al.* 1993; em *Sceloporus*: Andrews 1998). A influência do ambiente pode ser visualizada quando diferentes populações de uma mesma espécie, vivendo em ambientes térmicos distintos, expressam variações locais na temperatura corpórea (ex. Fuentes & Jaksic 1979, Vitt & Colli 1994, Kiefer *et al.* 2005), mas que se mostram similares quando é removido o efeito dos ambientes térmicos dos diferentes locais (Kiefer *et al.* 2005).

REGULANDO COMPORTAMENTALMENTE A TEMPERATURA CORPÓREA: AS FONTES AMBIENTAIS DE CALOR, A TERMORREGULAÇÃO E OS CUSTOS ASSOCIADOS

Um lagarto, no curso de sua atividade diária, depende de um amplo conjunto de fontes de calor do ambiente, tais como o calor da irradiação direta do sol e o calor do ar e do substrato (ex. Heatwole & Taylor 1987, Rocha & Bergallo 1990, Vrcibradic & Rocha 2002a, Kiefer *et al.* 2005, Rocha & Van Sluys 2008, Silva & Araújo 2008). Além disso, cada espécie de lagarto tende a utilizar determinadas fontes de calor em maior ou menor grau para sua termorregulação (ex. Heatwole & Taylor 1987, Rocha 1995, Teixeira-Filho *et al.* 1996, Vrcibradic & Rocha 2002a, Silva & Araújo 2008). Entretanto, a temperatura em atividade de uma espécie reflete mais a interação entre diferentes fontes de calor do que uma única fonte (Huey & Slatkin 1976). Em termos comportamentais, a regulação da temperatura corpórea pode envolver controle do período de atividade (Huey & Slatkin 1976, Hatano *et al.* 2001), deslocamentos entre locais mais frescos (sombreados) e mais quentes (insolados) (Heatwole 1970, Huey *et al.* 1977, Adolph 1990, Van Sluys 1992, Vitt *et al.* 2005), alterações no grau de

achatamento do corpo para aumentar ou reduzir a superfície de contato com o substrato (Heath 1965), e mudanças de posturas e posições de modo a alterar a superfície do corpo exposta à fonte de calor (Heatwole 1970, Gandolfi & Rocha 1998). Por exemplo, em restingas do sudeste do Brasil, o scincídeo *Mabuya agilis* termorregula sobre o solo durante a manhã e a tarde, mas à medida que as temperaturas do ar vão decrescendo ao final da tarde, os lagartos costumam subir em cactos para aquecerem-se absorvendo o calor de sua superfície (por possuírem muita água em seus caules, os cactos acumulam calor ao longo do dia e permanecem mais quentes que o ar no final da tarde) (Vrcibradic & Rocha 2002a). Já o lagarto *Tropidurus torquatus*, em uma área de restinga no município de Linhares, Espírito Santo, utiliza frequentemente cupinzeiros como sítio para termorregulação, mudando sua posição sobre os mesmos ao longo do dia e, conseqüentemente, a orientação do seu corpo em relação ao sol, assim aumentando ou diminuindo a área exposta à radiação (Gandolfi & Rocha, 1998).

Em restingas do leste do Brasil, a atividade de *Ameiva ameiva* e das espécies do gênero *Cnemidophorus* (família Teiidae) é, de forma geral, unimodal e se concentra no período da manhã, decrescendo após o meio-dia, sendo o pico de atividade coincidente com os períodos de maior temperatura no ambiente (Araújo 1984, Bergallo & Rocha 1993, Teixeira-Filho *et al.* 1995, Menezes *et al.* 2000, Zalar & Rocha 2000, Hatano *et al.* 2001, Dias & Rocha 2004). Para esses lagartos, estar ativo durante as horas mais quentes do dia possibilita maximizar o ganho de calor para atender suas elevadas necessidades térmicas (Rocha *et al.* 2000). Uma exceção a essa generalização aos teídeos é *Cnemidophorus lacertoides* na Ilha de Santa Catarina, que é mais ativo na parte da tarde, embora não esteja claro ainda o porquê dessa diferença (Ariani 2008). Os lagartos do gênero *Mabuya*, nas restingas, possuem atividade mais intensa durante a manhã (Vrcibradic & Rocha 1995, 1996, Hatano *et al.* 2001) e, em geral, permanecem ativos até mais tarde do que as espécies de teídeos. A extensão mais ampla do período de atividade destes scincídeos, quando comparados aos teídeos, pode estar associada ao fato de possuírem necessidades térmicas mais baixas, conseguindo permanecer ativos mesmo nos horários de temperaturas mais amenas como no início da manhã e no final da tarde (Rocha *et al.* 2000).

A intensidade de atividade pode variar tanto ao longo do dia como também ao longo do ano (Huey *et al.* 1977). Os lagartos do gênero *Tropidurus*, por exemplo, são geralmente ativos ao longo de todo o dia (Rocha & Bergallo 1990, Van Sluys 1992, Bergallo & Rocha 1993, Vitt 1995, Teixeira-Filho *et al.* 1996, Hatano *et al.* 2001) e sua atividade tende a ser mais longa do que a de outras espécies simpátricas (ver Rocha & Van Sluys 2007 para uma revisão para lagartos de restingas). Em restingas, o período de atividade de *T. torquatus* geralmente abrange todo o período diurno, com redução na atividade nos períodos mais quentes do dia (entre 11:00 e 13:00h) (Araújo 1984, Bergallo & Rocha 1993, Hatano *et al.* 2001). A diminuição da atividade durante os períodos mais quentes do dia visa evitar temperaturas extremas, que podem chegar a mais de 50°C na superfície da areia (Rocha 1988). Ao longo do ano, entretanto, o padrão de atividade de um lagarto pode mudar de bimodal no verão para unimodal no inverno (ex. Van Sluys 1992). Como no inverno as temperaturas são mais amenas, os lagartos iniciam sua atividade mais tarde, permanecem ativos nas horas mais quentes do dia e encerram sua atividade mais cedo.

A temperatura corpórea de lagartos heliotérmicos é um exemplo de manutenção de um estado de equilíbrio, atingido através de mecanismos comportamentais, que conjuntamente constituem o que se conhece como termorregulação ativa (Heatwole & Taylor 1987). O grau de termorregulação ativa pode variar dependendo das condições do ambiente ou da espécie (Huey & Pianka 1983, Pianka 1986, Kiefer *et al.* 2007). Alguns lagartos são ativos apenas dentro de limites específicos de temperatura e são chamados de termorreguladores estritos (Heatwole & Taylor 1987). Por outro lado, muitas espécies de lagartos em que a temperatura corpórea em geral apenas reflete a temperatura ambiental são conhecidas como termoconformistas ou termorreguladores passivos (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982). Estes tendem a possuir maior variação nas suas temperaturas corpóreas em escalas diária, sazonal e geográfica. De modo geral, populações de áreas florestais são termoconformistas quando comparadas com lagartos provenientes de áreas mais abertas, que tendem a termorregular mais ativamente.

Indivíduos provenientes de populações distintas também podem diferir no grau de precisão da regu-

lação de sua temperatura corpórea. O grau relativo de termoconformidade corpórea de dez populações de *Tropidurus torquatus* ao longo de restingas da costa brasileira foi avaliado através do cálculo da diferença entre a temperatura corpórea dos indivíduos e as temperaturas do ambiente (ar e substrato) a que estavam submetidos (Kiefer *et al.* 2007). Os resultados indicaram a ocorrência de termorregulação primariamente ativa em diferentes intensidades para várias populações de *T. torquatus*, sendo o grau de termoconformidade relativamente baixo, mas geralmente maior em relação à temperatura do substrato do que em relação à do ar. A eficiência de termorregulação dos lagartos variou entre as populações de *T. torquatus* estudadas, de acordo com as temperaturas ambientais locais às quais cada uma estava submetida. Na medida em que as temperaturas do ambiente aumentaram, os lagartos tenderam a termorregular mais ativamente, utilizando principalmente mecanismos comportamentais a fim de manter suas temperaturas corpóreas abaixo de um determinado limiar, evitando um aquecimento excessivo. Por outro lado, os indivíduos das populações que estiveram sujeitas às temperaturas ambientais locais mais baixas tenderam a ser termorreguladores primariamente passivos porque não dispunham de fontes de calor adequadas para uma regulação mais eficiente da temperatura corpórea (Kiefer *et al.* 2007).

Deslocar-se no ambiente em busca de sítios apropriados de termorregulação implica em custos. Quanto mais um lagarto se move no ambiente, maior a probabilidade de atrair a atenção de um predador visualmente orientado. As conseqüências energéticas da interação predador-presa devem refletir o papel de limitações morfológicas e fisiológicas tanto para os predadores quanto para as presas e devem fortemente afetar a aptidão dos dois organismos (Greene 1994). Lagartos crípticos são limitados a baixas taxas de movimentação e a substratos similares ao seu padrão de coloração. Como a coloração afeta as taxas de ganho e de perda de calor (Heatwole 1970, Huey *et al.* 1989), o comportamento de termorregulação está diretamente relacionado ao fato de um animal ser ou não críptico. As cores e o padrão de coloração e a habilidade em mudar de cor refletem um compromisso entre as necessidades térmicas, as sinalizações sociais e o sucesso no escape/sobrevivência em encontros com predadores. Quanto mais demorada for a exposição ao sol ou a outras

fontes de calor, mais exposto o indivíduo estará a potenciais predadores. Além dos custos associados à predação, o comportamento de termorregulação pode acarretar na utilização de microhabitats inadequados à alimentação, reduzindo o ganho fisiológico relacionado à manutenção da temperatura corpórea (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982).

Especialmente para lagartos heliotérmicos, a exposição necessária aos raios solares para efetuar a termorregulação implica, de forma geral, em empoleirar-se em substratos mais elevados e expostos do ambiente, o que os torna mais visíveis a predadores visualmente orientados. A eficiência na fuga de predadores envolve também eficiência tanto na trajetória quanto na distância percorrida e na velocidade de deslocamento, que são dependentes da temperatura corpórea (Huey & Stenvenson 1979). A distância mínima de aproximação permitida a um predador antes de iniciar uma resposta em termos de escape locomotor, ou a “distância de fuga” (“flight distance” *sensu* Hediger 1955), é um mecanismo comportamental para evitar a predação. Este mecanismo defensivo pode ser influenciado por diferentes fatores como o sexo, o tamanho ou a temperatura corpórea (ex. Rocha & Bergallo 1990, Lailvaux *et al.* 2003). Nos lagartos, a distância de fuga está de forma geral inversamente relacionada com a temperatura corpórea, isto é, quando lagartos estão mais “frios” o escape é iniciado a maiores distâncias de aproximação do predador, mas quando a sua temperatura corpórea está elevada, eles permitem aproximações a menores distâncias antes de iniciar a fuga (Rocha & Bergallo 1990). Isto ocorre porque quando os lagartos possuem baixa temperatura corpórea eles, por depressão de seu estado metabólico, possuem maior susceptibilidade a serem capturados (Rand 1964). Ao contrário, quando o lagarto atinge temperaturas corpóreas mais elevadas e mais apropriadas para realizar eficientemente suas funções fisiológicas (níveis metabólicos mais elevados), sua capacidade de responder rapidamente a um ataque de predador utilizando o escape locomotor é consideravelmente aumentada (Lailvaux *et al.* 2003). O resultado é um comportamento no qual, na medida em que a temperatura corpórea aumenta como resultado da termorregulação, a distância que o lagarto permite a aproximação de predadores potenciais diminui (Rocha & Bergallo 1990).

Outro aspecto da ecologia térmica de lagartos diz respeito à relação entre temperatura corpórea e condição reprodutiva. Muitas vezes, as temperaturas mais apropriadas para o desenvolvimento dos embriões, tanto em lagartos ovíparos quanto vivíparos, não são necessariamente iguais às aquelas normalmente reguladas pelos lagartos durante sua atividade (Beuchat 1988, Daut & Andrews 1993). Assim, em muitas espécies de lagartos, as fêmeas grávidas costumam manter suas temperaturas corpóreas mais baixas ou mais altas (ex. Garrick 1974, Stewart 1984, Daut & Andrews 1993, Smith & Ballinger 1994, Tosini & Avery 1996, Rock *et al.* 2000), podendo permanecer mais tempo expostas ao sol quando estão reprodutivas (Schwarzkopf & Shine 1991). Os estudos que enfocam essa relação entre termorregulação e condição reprodutiva têm sido conduzidos principalmente em áreas temperadas, havendo carência de informações sobre espécies de ambientes tropicais, particularmente no Brasil. A informação disponível sobre lagartos brasileiros basicamente se restringe ao trabalho de Vrcibradic & Rocha (2004), que não observaram diferenças entre as temperaturas corpóreas de fêmeas ovadas quando comparadas às de machos e fêmeas não-ovadas para três espécies de *Mabuya* (Scincidae). No entanto, mais estudos são necessários para verificar se isso constitui um padrão para lagartos de áreas tropicais, onde a variação nas temperaturas ambientais é menos extrema do que em climas temperados.

TEMPERATURA CORPÓREA, INTENSIDADE DE FORRAGEAMENTO E DIETA: UMA INTERRELAÇÃO COMPLEXA

Como as diferentes funções e capacidades fisiológicas de um lagarto são diretamente dependentes da temperatura corpórea há, de forma geral, uma estreita associação entre intensidade de forrageamento, dieta e temperatura corpórea em atividade (Huey & Pianka 1981). Esses aspectos comportamentais, ecológicos e fisiológicos interagem porque a manutenção de uma taxa de movimentação elevada no hábitat implica na necessidade de manutenção de elevados níveis metabólicos, os quais só são possíveis de serem mantidos com temperaturas corpóreas mais elevadas (Rocha *et al.* 2000). Há dois extremos de estratégias de forrageamento, desde espécies com baixa intensidade de movi-

mentação durante seu forrageamento (forrageadores sedentários ou “de espreita”) até aquelas com elevada taxa de movimentação (forrageadores ativos) (Pianka 1966, Schoener 1971, Huey & Pianka 1981). Essas duas estratégias básicas (“forrageadores sedentários” e “forrageadores ativos”) compõem extremos de um contínuo ao longo do qual há um amplo gradiente de intensidades de forrageamento. Uma generalização prediz que lagartos forrageadores ativos tendem a possuir temperaturas corpóreas médias em atividade comparativamente mais altas do que espécies simpátricas de lagartos forrageadores sedentários, devido ao alto custo energético de manter uma taxa de movimentação elevada (Magnusson *et al.* 1985, Bowker *et al.* 1986).

Os dados de temperatura corpórea em atividade disponíveis para algumas espécies de lagartos brasileiros são, em parte, consistentes com essa idéia. Os tropidurídeos, por exemplo, forrageiam de espreita e possuem suas temperaturas médias em atividade mais baixas, quando comparados com teídeos, que forrageiam mais intensivamente (ex. Bergallo & Rocha 1993, Colli & Paiva 1997). No entanto, as espécies do gênero *Mabuya* (Scincidae), que possuem uma estratégia de forrageamento mista (embora predominantemente ativa), têm de forma geral temperaturas corpóreas médias em atividade mais baixas do que teídeos e tropidurídeos (Rocha 1994, Rocha *et al.* 2000). Assim, a temperatura corpórea em atividade de lagartos é principalmente resultado da filogenia, mas também dos efeitos do ambiente e da interação ecofisiológica entre a atividade, a dieta e o forrageamento (Rocha & Van Sluys 2007).

TEMPERATURA CORPÓREA E O GRAU DE HERBIVORIA

Alguns estudos têm avaliado os efeitos da temperatura corpórea sobre a ecologia alimentar dos lagartos, especialmente analisando a eficiência digestiva (proporção da energia consumida que é absorvida), através de análises detalhadas sobre metabolismo, taxas de consumo de alimentos, assimilação e crescimento (ex. Harlow *et al.* 1976, Ruppert 1980, Van Marken Lichtenbelt 1992, Chen *et al.* 2003). Paralelamente a estes estudos, houve um grande interesse sobre a eficiência digestiva dos lagartos herbívoros (i.e. aqueles em que mais de 90% da dieta consiste

de vegetais; *sensu* Cooper & Vitt 2002), que representam cerca de 3% das espécies de lagartos atuais (Pough 1973, Cooper & Vitt 2002) e geralmente possuem um grande tamanho corpóreo, mastigam o alimento e têm um longo intestino contendo fauna e flora intestinais degradantes de celulose (Szarski 1962, Nagy 1972, Iverson 1982, Zimmerman & Tracy 1989). Assim, muitas hipóteses sobre a adaptação dos lagartos à herbivoria foram sugeridas.

Uma das hipóteses que surgiram relacionadas aos lagartos herbívoros é a de que estes têm uma baixa eficiência digestiva quando comparados aos lagartos insetívoros, sendo esta diferença atribuída à menor digestibilidade do material vegetal (Zimmerman & Tracy 1989). Entretanto, uma maior assimilação dos itens alimentares ingeridos pode estar relacionada tanto à qualidade da dieta (como a quantidade de celulose) quanto à temperatura corpórea dos lagartos, sendo a influência de cada uma destas variáveis diferente entre as espécies. Assim, as espécies onívoras tendem a consumir as partes macias dos vegetais (ex. flores) que são, em geral, facilmente digeríveis (ex. Fialho *et al.* 2000; Rocha 2000, Rocha & Siqueira 2008). Por exemplo, o lagarto da praia, *Liolaemus lutzae* (Liolaemidae), na restinga de Barra de Maricá, estado do Rio de Janeiro, seleciona no seu ambiente as folhas e as flores que são mais facilmente digeridas e assimiladas (Rocha 2000). O lagarto herbívoro norte-americano *Sauromalus obesus* (Iguanidae) mantém uma eficiência de assimilação relativamente alta se submetido a uma dieta exclusivamente carnívora, enquanto o lagarto onívoro *Crotaphytus collaris* (Crotaphytidae) é incapaz de sobreviver com uma dieta composta exclusivamente por material vegetal, pois apresenta uma baixa eficiência de assimilação quando alimentado apenas com flores (Ruppert 1980). Além disso, *C. collaris* parece ser mais dependente da temperatura corpórea para manter uma alta eficiência de digestão do que o herbívoro *S. obesus* (Ruppert 1980).

Janzen (1973) propôs que lagartos herbívoros devem manter elevadas temperaturas para digerir o material vegetal, o que foi mais tarde corroborado por outros estudos (ex. Harlow *et al.* 1976, Troyer 1987, Zimmerman & Tracy 1989, Arcos-García *et al.* 2005). Segundo Van Marken Lichtenbelt (1992), o aumento da temperatura corpórea de *Iguana iguana* (Iguanidae), apesar de não aumentar a eficiência

digestiva, acelera o tempo de passagem do alimento pelo trato digestivo proporcionando uma maior eficácia de processamento dos itens vegetais ingeridos. Estes estudos mostram que os lagartos herbívoros poderiam elevar a temperatura corpórea após se alimentarem, alcançando temperaturas mais altas do que espécies insetívoras aparentadas.

No entanto, ao contrário do que era esperado, o aumento da temperatura corpórea não teve uma influência significativa sobre a eficiência digestiva do iguanídeo *Sauromalus obesus* (Ruppert 1980). Adicionalmente, Schall & Dearing (1994) rejeitaram a hipótese de que o lagarto primariamente herbívoro *Cnemidophorus murinus* (Teiidae) poderia manter altas temperaturas para facilitar a digestão do material vegetal, pois a sua temperatura corpórea média foi mais baixa do que as de outros lagartos predominantemente insetívoros do mesmo gênero. Os autores sugeriram que *C. murinus* deve manter um período de atividade maior, ao longo do dia, do que outros *Cnemidophorus* para compensar sua inabilidade em elevar a temperatura corpórea, hipótese esta corroborada mais tarde por Vitt *et al.* (2005). Segundo Vitt (2004), altas temperaturas corpóreas podem não ser suficientes para garantir a digestão do material vegetal, sendo fundamental um significativo aumento do período de atividade ao longo do dia.

No Brasil, ainda não há qualquer estudo abordando a relação entre a temperatura corpórea e a eficiência digestiva dos lagartos que se alimentam de material vegetal, apesar da considerável quantidade de espécies brasileiras cuja dieta inclui altas proporções de itens vegetais, como o liolaemídeo *Liolaemus lutzae* (Rocha 1996, 2000), os teídeos *Cnemidophorus lemniscatus* (Vitt *et al.* 1997b), *Tupinambis merianae* (Kiefer & Sazima 2002) e *Tupinambis quadrilineatus* (Mesquita *et al.* 2006b), os tropidurídeos do gênero *Tropidurus* (ex. Vitt 1993, 1995, Rocha & Bergallo 1994, Fialho *et al.* 2000, Rocha *et al.* 2002, Van Sluys *et al.* 2004, Carvalho *et al.* 2007, Rocha & Siqueira 2008), e os scincídeos *Mabuya agilis* (Rocha *et al.* 2002), *M. macrohyncha* (Vrcibradic & Rocha 2005) e *Trachylepis atlantica* (Rocha *et al.* no prelo). A única espécie de lagarto brasileiro conhecido por ter a dieta composta quase exclusivamente por material vegetal é *Iguana iguana* (Iguanidae) (Rand 1978, Iverson 1982, Rand *et al.* 1990), no entanto não há informações detalhadas sobre a dieta desta espécie

nos ecossistemas do Brasil. Os lagartos herbívoros geralmente ocorrem em áreas tropicais e em desertos, onde as condições térmicas facilitam a fermentação do alimento vegetal (Vitt 2004).

ECOLOGIA TÉRMICA DE LAGARTOS BRASILEIROS: UM SUMÁRIO DO ESTADO ATUAL DE CONHECIMENTO

Até meados dos anos 90, o volume de informações sobre a ecologia térmica de lagartos no Brasil era ainda relativamente pequeno (Rocha 1994). Desde então, o número de estudos vem crescendo consideravelmente, com destaque para as contribuições de pesquisadores como Laurie Vitt, Guarino Colli, Alexandre Araújo, Carlos Frederico Rocha, Monique Van Sluys e outros, geralmente em colaboração com alunos de graduação e pós-graduação por eles orientados. Hoje em dia conta-se já com informações básicas sobre a ecologia térmica de um considerável número de espécies de lagartos que ocorrem no Brasil, embora a grande maioria seja baseada em dados coletados no campo. Ainda há carência de estudos no país que utilizem gradientes de temperatura em laboratório para estimar as temperaturas corpóreas selecionadas pelos lagartos em um ambiente teoricamente “ideal”, como o de Kohlsdorf & Navas (2006). Os dados desses autores indicaram que nem sempre a temperatura corpórea média de uma população de lagartos no seu ambiente natural corresponde àquela regulada pelos indivíduos da mesma população em um gradiente artificial.

A Tabela I mostra uma listagem de dados de temperaturas corpóreas em atividade (TC) para lagartos brasileiros, com base em informações existentes na literatura. Pode-se observar que embora algumas famílias estejam relativamente bem representadas em termos de número de espécies e populações para as quais há informações disponíveis (caso de Teiidae e Tropiduridae), para outras há pouca (ex. Gymnophthalmidae) ou nenhuma (caso das famílias Iguanidae, Leiosauridae, Hoplocercidae e Anguidae, por exemplo) informação sobre temperaturas corpóreas. Mesmo assim, é possível visualizar algumas tendências gerais com base nos dados apresentados. O efeito da filogenia sobre a temperatura corpórea é bastante evidente, com espécies do mesmo gênero ou família possuindo em geral temperaturas similares. A influência da estratégia de forrageamento, que é

Tabela I. Média e amplitude de temperaturas corpóreas (TC, em °C) para diferentes espécies de lagartos brasileiros. Foram incluídos apenas dados baseados em tamanhos amostrais de pelo menos 15 indivíduos para cada espécie. Para cada família de lagartos é indicado o modo de forrageamento característico (A = ativo; S = sedentário). (*) dados agrupados de populações amazônicas do Brasil e do Equador; a – referido como *Gymnodactylus geckoides amarali* (ver Vitt *et al.* 2007); b – referido como *Cnemidophorus ocellifer* por Teixeira-Filho *et al.* (1995); c – referido como *C. ocellifer* por Bergallo & Rocha (1993); d – os lagartos foram amostrados em “ilhas” de afloramentos rochosos; e – amplitude de TC média para 10 localidades).

Table I. Mean values and range of body temperatures (in degrees Celsius) of different Brazilian lizard species. It should be noted that only data from studies based on a sample of at least 12 individuals from each species were included here. A typical mode of foraging was assigned to each family of lizards (A = active; S = sedentary). (*) pooled data from Amazonian populations of Brazil and Ecuador; a – referred to as *Gymnodactylus geckoides amarali* (see Vitt *et al.* 2007); b – referred to as *Cnemidophorus ocellifer* by Teixeira-Filho *et al.* (1995); c – referred to as *C. ocellifer* by Bergallo & Rocha (1993); d – lizards were sampled from rocky outcrop islands; e – temperature range from 10 localities).

| Espécie | Hábitat | TC média | Amplitude de TC | Fonte |
|---|---------------------|----------|-----------------|---|
| Gekkonidae (S) | | | | |
| <i>Gonatodes hasemani</i> | floresta amazônica | 30,6 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2000b |
| <i>G. humeralis</i> | floresta amazônica* | 28,4 | 24,8-30,4 | Vitt <i>et al.</i> 1997d |
| | floresta amazônica | 30,3 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2000b |
| <i>Gymnodactylus carvalhoi</i> ^a | cerrado | 30,2 | 26,2-34,0 | Colli <i>et al.</i> 2003b |
| | cerrado | 31,3 | 28,3-33,8 | Vitt <i>et al.</i> 2007 |
| <i>Lygodactylus klugei</i> | caatinga | 34,0 | 32,9-35,8 | Vitt 1995 |
| <i>Thecadactylus rapicauda</i> | floresta amazônica* | 26,9 | 24,2-28,6 | Vitt & Zani 1997 |
| Gymnophthalmidae (A) | | | | |
| <i>Neusticurus ecleopus</i> | floresta amazônica* | 27,0 | 23,8-31,8 | Vitt <i>et al.</i> 1998 |
| Liolaemidae (S) | | | | |
| <i>Liolaemus lutzae</i> | restinga | 33,9 | 26,0-38,1 | Rocha 1995 |
| <i>L. occipitalis</i> | restinga | 30,9 | 16,4-40,2 | Bujes & Verrastro 2006 |
| Polychrotidae (S) | | | | |
| <i>Anolis auratus</i> | savana amazônica | 33,9 | --- | Vitt & Carvalho 1995 |
| <i>Anolis fuscoauratus</i> | floresta amazônica* | 28,7 | 25,7-33,8 | Vitt <i>et al.</i> 2003b |
| <i>A. nitens brasiliensis</i> | cerrado | 30,6 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2008 |
| <i>A. nitens nitens</i> | floresta amazônica | 28,3 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2001a |
| <i>A. nitens tandai</i> | floresta amazônica | 27,7 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2001a |
| <i>A. punctatus</i> | floresta amazônica* | 29,2 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2003a |
| <i>A. trachyderma</i> | floresta amazônica* | 27,8 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2002 |
| Scincidae (A) | | | | |
| <i>Mabuya agilis</i> | restinga | 31,4 | 25,0-36,4 | Vrcibradic & Rocha 1995 |
| | restinga | 32,5 | 24,6-36,8 | Rocha & Vrcibradic 1996 |
| | restinga | 32,0 | 27,0-35,2 | Vrcibradic & Rocha 2002a |
| | restinga | 33,1 | 26,8-37,2 | Vrcibradic & Rocha 2002b |
| <i>M. frenata</i> | cerrado | 31,6 | 21,7-37,0 | Vrcibradic & Rocha 1998 |
| <i>M. macrorhyncha</i> | restinga | 32,1 | 25,2-37,4 | Rocha & Vrcibradic 1996 |
| | restinga | 32,7 | 27,6-37,0 | Hatano <i>et al.</i> 2001 |
| | restinga | 30,0 | 24,6-35,8 | Vrcibradic & Rocha 2002a |
| <i>M. nigropunctata</i> | floresta amazônica | 32,6 | 28,0-37,4 | Vitt <i>et al.</i> 1997c |
| <i>Trachylepis atlantica</i> | ilha oceânica | 32,2 | 25,6-38,0 | Rocha <i>et al.</i> no prelo |
| Teiidae (A) | | | | |
| <i>Ameiva ameiva</i> | caatinga | 39,4 | 36,0-41,7 | Vitt & Colli 1994, Vitt 1995 |
| | cerrado | 37,7 | --- | Vitt & Colli 1994 |
| | floresta amazônica | 38,8 | --- | Vitt & Colli 1994 |
| | savana amazônica | 38,9 | --- | Vitt & Colli 1994 |
| | savana amazônica | 38,6 | --- | Vitt & Colli 1994 |
| | savana amazônica | 37,0 | --- | Vitt & Colli 1994, Vitt & Carvalho 1995 |
| | floresta amazônica | 37,2 | --- | Vitt <i>et al.</i> 2000a |
| | restinga | 37,8 | 31,8-41,6 | Zaluar & Rocha 2000 |
| <i>Cnemidophorus abaetensis</i> | restinga | 36,7 | --- | Dias & Rocha 2004 |
| <i>C. cryptus</i> | savana amazônica | 39,4 | 34,6-44,4 | Mesquita & Colli 2003a |
| <i>C. gramivagus</i> | savana amazônica | 37,6 | 30,4-40,0 | Mesquita & Colli 2003a |
| <i>C. lemmiscatus</i> | savana amazônica | 37,6 | --- | Vitt & Carvalho 1995 |
| | savana amazônica | 38,5 | 33,2-44,4 | Mesquita & Colli 2003a |
| <i>C. littoralis</i> ^b | restinga | 38,7 | 34,7-43,6 | Teixeira-Filho <i>et al.</i> 1995 |
| | restinga | 38,6 | 30,2-41,0 | Hatano <i>et al.</i> 2001 |

Continuação Tabela I.

| Espécie | Hábitat | TC média | Amplitude de TC | Fonte |
|------------------------------------|---------------------------------|------------------------|-----------------|--|
| <i>C. mumbuca</i> | cerrado | 36,9 | ---- | Colli <i>et al.</i> 2003a |
| <i>C. nativo</i> ^c | restinga | 37,6 | 33,0-40,5 | Bergallo & Rocha 1993 |
| | restinga | 39,0 | 31,0-42,0 | Menezes <i>et al.</i> 2000 |
| <i>C. ocellifer</i> | caatinga | 39,7 | 26,0-44,3 | Vitt 1995 |
| | cerrado | 37,5 | 28,0-41,6 | Mesquita & Colli 2003a,b |
| | restinga | 36,5 | ---- | Dias & Rocha 2004 |
| <i>C. parecis</i> | cerrado | 38,2 | 31,0-42,0 | Mesquita & Colli 2003a |
| <i>Crocodylurus amazonicus</i> | floresta amazônica | 31,2 | 27,4-35,0 | Mesquita <i>et al.</i> 2006a |
| <i>Kentropyx altamazonica</i> | floresta amazônica | 34,8 | ---- | Vitt <i>et al.</i> 2000a |
| | floresta amazônica | 35,9 | ---- | Vitt <i>et al.</i> 2001b |
| <i>K. calcarata</i> | floresta amazônica | 34,2 | 28,7-41,0 | Vitt <i>et al.</i> 1997c |
| <i>K. striata</i> | savana amazônica | 35,7 | 28,8-41,0 | Vitt & Carvalho 1992, 1995 |
| Tropiduridae (S) | | | | |
| <i>Eurolophosaurus divaricatus</i> | caatinga | 38,0 | ---- | Kohlsdorf & Navas 2006 |
| <i>Plica umbra</i> | floresta amazônica* | 29,1 | 24,8-32,0 | Vitt <i>et al.</i> 1997a |
| <i>Tropidurus hispidus</i> | caatinga | 35,9 | 30,6-39,6 | Vitt 1995 |
| | savana amazônica | 34,4 | ---- | Vitt & Carvalho 1995 |
| | floresta amazônica ^d | 34,1 | 25,0-39,0 | Vitt <i>et al.</i> 1996 |
| | campo rupestre | 32,2 | 23,8-36,4 | Van Sluys <i>et al.</i> 2004 |
| <i>T. hygomi</i> | restinga | 35,4 | ---- | Kohlsdorf & Navas 2006 |
| <i>T. insulanus</i> | cerrado | 34,5 | ---- | Colli <i>apud</i> Kohlsdorf & Navas 2006 |
| <i>T. itambere</i> | cerrado | 34,1 | 27,8-38,4 | Van Sluys 1992 |
| | cerrado | 33,1 | 22,0-38,0 | Faria & Araújo 2004 |
| | cerrado | 30,9 | ---- | Kohlsdorf & Navas 2006 |
| <i>T. montanus</i> | campo rupestre | 31,7 | 25,8-38,2 | Van Sluys <i>et al.</i> 2004 |
| <i>T. oreadicus</i> | canga | 35,8 | 32,0-38,1 | Rocha & Bergallo 1990 |
| | floresta amazônica ^d | 32,9 | ---- | Vitt 1993 |
| | cerrado | 33,5 | 22,0-38,0 | Faria & Araújo 2004 |
| | caatinga | 37,5 | ---- | Kohlsdorf & Navas 2006 |
| | caatinga | 37,1 | 29,0-40,6 | Vitt 1995 |
| <i>T. torquatus</i> | restinga | 35,6 | 30,7-38,4 | Bergallo & Rocha 1993 |
| | restinga | 35,3 | 25,6-40,2 | Teixeira-Filho <i>et al.</i> 1996 |
| | restinga | 34,0 | ---- | Gandolfi & Rocha 1998 |
| | ilha oceânica | 34,0 | 23,8-38,0 | Rocha <i>et al.</i> 2002 |
| | restinga | 30,8-36,2 ^e | 23,8-39,4 | Kiefer <i>et al.</i> 2005 |
| | cerrado | 33,3 | ---- | Kohlsdorf & Navas 2006 |
| | floresta amazônica ^d | 35,7 | ---- | Vitt 1993 |
| <i>T. sp.1</i> | floresta amazônica ^d | 36,2 | ---- | Vitt 1993 |
| <i>T. sp.2</i> | floresta amazônica ^d | 35,7 | ---- | Vitt 1993 |
| <i>T. sp.3</i> | floresta amazônica ^d | 35,7 | ---- | Vitt 1993 |
| <i>Uranoscodon superciliosum</i> | floresta amazônica | 26,6 | ---- | Howland <i>et al.</i> 1990 |

fortemente correlacionada com a filogenia, também é perceptível. No geral, os maiores valores de TC foram apresentados pelos Teiidae (forrageadores ativos) e os mais baixos pelos Gekkonidae e Polychrotidae (forrageadores sedentários). Essas famílias representam os extremos do contínuo de estratégias de forrageamento. No entanto, para as demais famílias, as quais se situam entre os extremos das estratégias de forrageamento, não parece haver um padrão claro, com todas tendendo a valores similares e intermediários de TC. Nota-se também evidências da influência de fatores ecológicos, em especial os hábitos

das espécies e o tipo de hábitat onde ocorrem, sobre a ecologia térmica dos lagartos brasileiros. Entre os Tropiduridae, as espécies arborícolas de ambientes florestais (*Plica umbra* e *Uranoscodon superciliosum*) apresentam valores de TC baixos em comparação com as demais, todas elas características de áreas abertas (incluindo afloramentos rochosos no interior de florestas; Vitt 1993, Vitt *et al.* 1996). Algo similar, embora na direção oposta, ocorre entre as espécies do gênero *Anolis*, normalmente habitantes de florestas, com os dois táxons de áreas abertas desviando do padrão pelas suas TCs relativamente

altas para o gênero. Dentre os geconídeos, a única espécie noturna da lista, *Thecadactylus rapicauda*, é a que possui os menores valores de TC, enquanto a espécie diurna *Lygodactylus klugei*, habitante da caatinga semi-árida, possui TC excepcionalmente alta para a família (Tabela I). Duas espécies de hábitos semi-aquáticos (*Neusticurus epleopus* e *Crocodylurus amazonicus*) possuem temperaturas corpóreas relativamente baixas apesar de pertencerem a famílias de forrageadores ativos, o que evidencia as limitações térmicas de seu microhabitat preferencial (corpos de água no interior de florestas). Todos esses exemplos ilustram a complexa interrelação entre fatores ecológicos, filogenéticos e ambientais na determinação das temperaturas corpóreas de lagartos, particularmente no Brasil, onde há grande diversidade de habitats combinada a uma elevada riqueza de espécies de lagartos (Rocha 1994).

Como dito acima, as famílias Teiidae e Tropicoduridae são atualmente as mais bem representadas na literatura sobre ecologia térmica de lagartos brasileiros, inclusive no que diz respeito a variações intraespecíficas. Assim, essas duas famílias serão tratadas em maior detalhe na seção seguinte.

VARIAÇÃO INTERPOPULACIONAL NA TEMPERATURA CORPÓREA EM LAGARTOS BRASILEIROS: O CASO NOS GÊNEROS *Cnemidophorus*, *Ameiva* e *Tropidurus*

Lagartos teídeos do gênero *Cnemidophorus* (*sensu lato*) são forrageadores ativos amplamente distribuídos nas Américas (Wright 1993, Reeder *et al.* 2002). As espécies desse gênero têm despertado interesse de diferentes pesquisadores devido à sua fácil visualização, elevados níveis de atividade e ocorrência de espécies bissexuais e partenogenéticas (Wright 1993). Alguns estudos sugerem que os padrões ecológicos de populações e de espécies do gênero *Cnemidophorus* podem ser influenciados por variações nas condições térmicas do ambiente local (Pianka 1970, Bergallo & Rocha 1993, Magnusson 1993). Assim, o conhecimento das relações térmicas pode ajudar na construção de uma visão mais ampla e integrada da ecologia geral dessas espécies (Schall 1977).

Reeder *et al.* (2002) revisaram parcialmente o gênero *Cnemidophorus*, restringindo-o temporariamente a um conjunto de espécies ocorrentes na América do

Sul e em algumas ilhas do Caribe. O gênero *Cnemidophorus* (*sensu stricto*) é amplamente distribuído na América do Sul, com onze espécies atualmente ocorrendo no Brasil (Dias *et al.* 2002, Colli *et al.* 2003a). Ao longo da costa leste brasileira, em habitats de restinga, ocorrem cinco espécies de *Cnemidophorus*: *C. ocellifer*, *C. abaetensis*, *C. nativo*, *C. littoralis* e *C. lacertoides* (Rocha & Van Sluys 2007). Um estudo realizado, ao longo das restingas da costa leste brasileira, com 16 populações pertencentes a essas cinco espécies de *Cnemidophorus* mostrou que, em geral, a temperatura corpórea média em atividade variou de 36 a 39°C (Menezes 2008). Estas espécies de *Cnemidophorus* não diferiram significativamente em suas temperaturas corpóreas médias (exceção para *C. lacertoides*), mesmo após retirado o efeito do ambiente térmico (temperaturas do ar e do substrato). Houve uma tendência clara a uma homogeneidade nas temperaturas corpóreas médias em atividade para espécies de *Cnemidophorus* em diferentes tipos de ambientes (Bergallo & Rocha 1993, Magnusson 1993, Teixeira-Filho *et al.* 1995, Vitt 1995, Vitt & Carvalho 1995, Menezes *et al.* 2000; Hatano *et al.* 2001, Mesquita & Colli 2003a,b, Dias & Rocha 2004, Vitt *et al.* 2005), indicando que a manutenção de altas temperaturas corpóreas em atividade é, de forma geral, um fator evolutivamente conservativo para o gênero, independente da variação geográfica e/ou da condição unissexual ou bissexual das espécies. Uma aparente exceção à essa tendência é *Cnemidophorus lacertoides* de uma restinga no sul do Brasil, cuja temperatura corpórea média (35,2°C) parece ser comparativamente mais baixa do que as das demais espécies costeiras do gênero, o que pode ser consequência das condições climáticas locais, uma vez que esta restinga está localizada na região do país onde o clima é mais ameno (Ariani 2008).

Para a maioria das populações/espécies de *Cnemidophorus* estudadas, a temperatura do ar constitui uma das principais fontes de calor, o que é esperado para lagartos forrageadores ativos, uma vez que estes se deslocam continuamente no habitat (ex. Teixeira-Filho *et al.* 1995, Dias & Rocha 2004, Menezes 2008). Mesmo estando sujeitas a diferentes espectros de temperaturas ambientais, a temperatura corpórea média dos lagartos das diferentes populações ou espécies de *Cnemidophorus* se mantém, de forma geral, acima de 37°C (ex. Mesquita & Colli 2003b,

Menezes 2008), indicando que outras fontes de calor, como a radiação solar direta, também devem ser utilizadas pelas espécies (Menezes 2008).

De forma similar, também para populações do teídeo *Ameiva ameiva* ocorre uma baixa variação na temperatura corpórea, que tende a ser de 37 a 39°C em média (Vitt & Colli 1994). A temperatura corpórea média deste lagarto em oito áreas de quatro habitats brasileiros (caatinga, cerrado, floresta amazônica e savana amazônica) variou pouco entre as populações quando o efeito do ambiente térmico local foi removido (Vitt & Colli 1994). Das populações estudadas somente uma (de uma área de savana em Roraima) diferiu das demais. Segundo os autores, essa diferença pode estar associada ao tempo nublado durante o período de coleta, o que pode ter influenciado a habilidade de esses indivíduos ganharem o calor necessário para manter as altas temperaturas corpóreas.

Outro exemplo da baixa variação na temperatura corpórea entre populações de uma mesma espécie e da importância do ambiente térmico local foi encontrado em um estudo realizado com dez populações do lagarto *Tropidurus torquatus* em restingas da costa leste do Brasil (Kiefer *et al.* 2005). As temperaturas corpóreas médias em atividade para a maioria das populações variou entre 34,4 e 36,2°C e são compatíveis com aquelas registradas em outros estudos com *T. torquatus* em áreas de restinga (Bergallo & Rocha 1993, Teixeira-Filho *et al.* 1996, Gandolfi & Rocha 1998, Hatano *et al.* 2001). Em todas as dez populações de *T. torquatus* estudadas, as temperaturas corpóreas dos lagartos estiveram significativamente relacionadas com as temperaturas ambientais (principalmente a temperatura do ar, mas também a do substrato), indicando que estas fontes de calor possuem um papel importante na termorregulação de diferentes populações dessa espécie (Kiefer *et al.* 2005). Adicionalmente, a utilização da radiação solar direta como fonte de calor para a termorregulação foi demonstrada para uma população de *T. torquatus* (Teixeira-Filho *et al.* 1996). Estes lagartos nas áreas de restinga estudadas foram frequentemente observados sob o sol durante seu período de atividade, principalmente no início da manhã, quando a temperatura ambiental ainda era baixa e os substratos utilizados (ex. areia, folhoso, cupinzeiro e vegetação) estavam frios.

As temperaturas corpóreas das populações de *T. torquatus* de restinga estudadas são as expressões

locais das temperaturas ambientais encontradas naquele momento em cada uma dessas áreas, pois tendem a permanecer constantes ao longo de sua distribuição geográfica e as aparentes diferenças nas temperaturas se devem ao ajuste de cada população ao ambiente térmico local de cada restinga (Kiefer *et al.* 2005). Assim, as temperaturas corpóreas de diferentes populações de *T. torquatus* são influenciadas pelas temperaturas ambientais locais, mas permanecem dentro de uma determinada faixa, característica da espécie e determinada ao longo de sua história evolutiva (Kiefer *et al.* 2005).

AGRADECIMENTOS: C.F.D. Rocha (Processos Nos. 307653/2003-0 e 477981/2003-8), M. Van Sluys (Processo No. 301401/2004-7) e M.C. Kiefer (Processos Nos. 146442/1999-7 e 150353/2003-0) receberam apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq. C.F.D. Rocha (Processo No. E-26/100.471/2007 - Programa “Cientistas do Nosso Estado”) e M.C. Kiefer (Processo No. E-26/171.168/2006 - Projeto “Ecologia geográfica das espécies de *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) do grupo *torquatus* do leste e centro-oeste do Brasil”) receberam também apoio da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro - FAPERJ. C.C. Siqueira e V.A. Menezes receberam bolsa de doutorado do CNPq.

REFERÊNCIAS

- ADOLPH, S.A. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*, 71: 315-327.
- ANDREWS, R.M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology*, 23: 329-334.
- ARAÚJO, A.F.B. 1984. Padrões de divisão de recursos em uma comunidade de lagartos de restinga. Pp. 327-342. In: L.D. Lacerda, R. Cerqueira & B. Turcq (orgs.). Restingas: origem, estrutura e processos. CEUFF, Niterói. 475p.
- ARCOS-GARCÍA, J.L.; REYNOSO, V.H.; MENDOZA, G.D.; SÁNCHEZ, F.C.; ARÁMBULA, L.A.T. & CROSBY, M.M. 2005. Efecto del tipo de dieta y temperatura sobre el crecimiento y eficiencia alimenticia de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*). *Revista Científica*, 15: 338-344.
- ARIANI, C.V. 2008. *Uma ecologia incomum para o gênero Cnemidophorus: o caso de Cnemidophorus lacertoides (Squamata: Teiidae) em um habitat de restinga do sul do Brasil*. Dissertação de Mestrado. UERJ, Rio de Janeiro, Brasil. 71p.
- AVERY, R.A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. Pp. 93-166. In: C. Gans & F.H. Pough (eds.).

- Biology of the Reptilia, vol. 12. Physiological Ecology. Academic Press, New York. 536p.
- BERGALLO, H.G. & ROCHA, C.F.D. 1993. Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards with different foraging tactics in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 14: 312-315.
- BEUCHAT, C.A. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology*, 13: 135-142.
- BOGERT, C.M. 1949. Thermoregulation in reptiles: a factor in evolution. *Evolution*, 3: 195-211.
- BOGERT, C.M. 1959. How reptiles regulate their body temperature. *Scientific American*, 200: 105-120.
- 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. *American Midland Naturalist*, 73: 376-422.
- BUJES, C.S. & VERRASTRO, L. 2006. Thermal biology of *Liolaemus occipitalis* (Squamata, Tropicuridae) in the coastal sand dunes of Rio Grande do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 945-954.
- CARVALHO, A.L.G.; ARAÚJO, A.F.B.; SILVA, H.R.; SILVA, R.A.; SILVA, R.R. 2007. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropicuridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia Island, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24: 222-227.
- CHEN, X.; XU, X. & JI, X. 2003. Influence of body temperature on food assimilation and locomotor performance in white-striped grass lizards, *Takydromus wolteri* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*, 28: 385-391.
- COLLI, G.R. & PAIVA, M.S. 1997. Estratégias de forrageamento e termorregulação em lagartos do Cerrado e Savanas Amazônicas. Pp. 224-231. In: L.L. Leite & C.H. Saito (orgs.). Contribuição ao conhecimento ecológico do Cerrado. Universidade de Brasília, Brasília. 326p.
- COLLI, G.R.; CALDWELL, J.P.; COSTA, G.C.; GAINSBURY, A.M.; GARDA, A.A.; MESQUITA, D.O.; MONTEIRO FILHO, C.M.R.; SOARES, A.H.B.; SILVA, V.N.E.; VALDUJO, P.H.; VIEIRA, G.H.C.; VITT, L.J.; WERNECK, F.P.; WIEDERHECKER, H.C. & ZATZ, M.G. 2003a. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in central Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*, 14: 1-14.
- COLLI, G.R.; MESQUITA, D.O.; RODRIGUES, P.V.V. & KITAYAMA, K. 2003b. Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a Neotropical savanna. *Journal of Herpetology*, 37: 694-706.
- COOPER, W.E., JR. & VITT, L.J. 2002. Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology*, 257: 487-517.
- COWLES, R.B. & BOGERT, C.M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83: 265-296.
- CROWLEY, S.R. 1985. Thermal sensitivity of sprint-running in the lizard *Sceloporus undulatus*: support for a conservative view of thermal physiology. *Oecologia*, 66: 219-225.
- DAUT, E.F. & ANDREWS, R.M. 1993. The effect of pregnancy on selected body temperatures of the viviparous lizard *Chalcides ocellatus*. *Journal of Herpetology*, 27: 6-13.
- DIAS, E.J.R. & ROCHA, C.F.D. 2004. Thermal ecology, activity patterns and microhabitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from Northeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 38: 586-588.
- DIAS, E.J.R.; ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 2002. New *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from Bahia State, Northern Brazil. *Copeia*, 2002: 1070-1077.
- FARIA, R.G. & ARAÚJO, A.F.B. 2004. Syntopy of two *Tropidurus* lizard species (Squamata: Tropicuridae) in a rocky Cerrado habitat in Central Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 64: 775-786.
- FIALHO, R.F., ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 2000. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus*: ontogenetic shift in plant consumption and seasonal trends in diet. *Journal of Herpetology*, 34: 325-330.
- FUENTES, E.R. & JÁKSIC, F.M. 1979. Activity temperatures of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. *Copeia*, 1979: 546-548.
- GANDOLFI, S.M. & ROCHA, C.F.D. 1998. Orientation of thermoregulating *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropicuridae) on termite mounds. *Amphibia-Reptilia*, 19: 319-323.
- GARRICK, L.D. 1974. Reproductive influences on behavioral thermoregulation in the lizard *Sceloporus cyanogenys*. *Physiological Behavior*, 12: 85-91.
- GREENE, H.W. 1994. Antipredator mechanisms in Reptiles. Pp. 1-152. In: C. Gans & R. Huey (eds.). Biology of the Reptilia., vol 16. Ecology B. Branta Books, Ann Arbor. 659p.

- HARLOW, H.J.; HILLMAN, S.S. & HOFFMAN, N. 1976. The effect of temperature on digestive efficiency in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Comparative Physiology*, 111: 1-6.
- HATANO, F.H.; VRCIBRADIC, D.; GALDINO, C.A.B.; CUNHA-BARROS, M.; ROCHA, C.F.D. & VAN SLUYS, M. 2001. Thermal ecology and activity patterns of the lizard community of the restinga of Jurubatiba, Macaé, RJ. *Revista Brasileira de Biologia*, 61: 287-294.
- HEATH, J.E. 1965. Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *University of California Publications in Zoology*, 64: 97-136.
- HEATWOLE, H.F. 1970. Thermal ecology of the desert dragon *Amphibolurus inermis*. *Ecological Monographs*, 40: 425-457.
- HEATWOLE, H.F. & TAYLOR, J. 1987. *Ecology of Reptiles*. Surrey Beatty & sons PTY Limited, Sydney. 325p.
- HEDIGER, H. 1955. *Studies of the psychology and behavior of captive animals in zoos and circuses*. Criterion Books, New York.
- HERTZ, P.E., HUEY, R.B. & STEVENSON, R.D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist*, 142: 796-818.
- HOWLAND, J.M.; VITT, L.J. & LOPEZ, P.T. 1990. Life at the edge: the ecology and life history of the tropidurine iguanid lizard *Uranoscodon superciliosum*. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1366-1373.
- HUEY, R.B. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. Pp. 25-91. In: C. Gans & F.A. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 12. Physiological Ecology. Academic Press, New York. 536p.
- HUEY, R.B. & PIANKA, E.R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62: 991-999.
- HUEY, R.B. & PIANKA, E.R. 1983. Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap. Pp. 281-290. In: R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (eds.). *Lizard Ecology: Studies on a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge. 501p.
- HUEY, R.B. & SLATKIN, M. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*, 51: 363-384.
- 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.
- HUEY, R.B.; PETERSON, C.R.; ARNOLD, S.J. & PORTER, W.P. 1989. Hot rocks and not-so-hot rocks: Retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology*, 70: 931-944.
- HUEY, R.B. & STENVENSON, R.D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms. *American Zoologist*, 19: 357-366.
- IVERSON, J.B. 1982. Adaptations to herbivory in iguanine lizards. Pp. 60-76. In: G.M. Burghardt & A.S. Rand (eds.). *Iguanas of the World*. Noyes Publications, Park Ridge. 472p.
- JÁKSIC, F.M. & SCHWENK, K. 1983. Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica*, 39: 457-461.
- JANZEN, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, 54: 687-708.
- KIEFER, M.C. & SAZIMA, I. 2002. Diet of juvenile tegu lizard *Tupinambis merianae* (Teiidae) in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23: 105-108.
- KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2005. Body temperatures of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) from coastal populations: Do body temperature vary along their geographic range? *Journal of Thermal Biology*, 30: 449-456.
- KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2007. Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. *Acta Zoologica*, 88: 81-87.
- KOHLSDORF, T. & NAVAS, C.A. 2006. Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropidurinae lizards. *Evolutionary Ecology*, 20: 549-564.
- LAILVAUX, S.P.; ALEXANDER, G.J. & WHITING, M.J. 2003. Sex-based differences and similarities in locomotor performance, thermal preferences and escape behavior in the lizard *Platysaurus intermedius* Wilhelmi. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76: 511-521.
- MAGNUSSON, W.E. 1993. Body temperatures of the field-active Amazonian savanna lizards. *Journal of Herpetology*, 27: 53-58.
- 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.

- MENEZES, V.A. 2008. Ecologia e Conservação de Lagartos do gênero *Cnemidophorus* (Teiidae) nas restingas da costa leste do Brasil. Tese de Doutorado. UERJ, Rio de Janeiro, Brasil. 211p.
- MENEZES, V.A.; ROCHA, C.F.D. & DUTRA, G.F. 2000. Termorregulação no lagarto partenogenético *Cnemidophorus nativo* (Teiidae) em uma área de restinga do nordeste do Brasil. *Revista de Etologia*, 2: 103-109.
- MESQUITA, D.O. & COLLI, G.R. 2003a. Geographical variation in the ecology of populations of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). *Copeia*, 2003: 285-298.
- MESQUITA, D.O. & COLLI, G.R. 2003b. The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*, 37: 498-509.
- MESQUITA, D.O.; COLLI, G.R.; COSTA, G.C.; FRANÇA, F.G.R.; GARDA, A.A. & PÉRES JR., A.K. 2006a. At the water's edge: ecology of semiaquatic teiids in Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology*, 40: 221-229.
- MESQUITA, D.O.; COLLI, G.R.; FRANÇA, F.G.R. & VITT, L.J. 2006b. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia*, 2006: 460-471.
- NAGY, K.A. 1972. Water and electrolyte budgets of a free-living desert lizard, *Sauromalus obesus*. *Journal of Comparative Physiology*, 79: 39-62.
- PIANKA, E.R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, 47: 1055-1059.
- PIANKA, E.R. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographical range. *Ecology*, 51: 703-720.
- PIANKA, E.R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press, New Jersey. 208p.
- POUGH, F.H. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology*, 54: 837-844.
- POUGH, F.H. 1983. Amphibians and reptiles as low-energy systems. Pp. 141-188. In: W.P. Aspey & S.I. Lustick (eds.). Behavioral Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates. Ohio State University Press, Columbus. 300p.
- POUGH, F.H. & GANS, C. 1982. The Vocabulary of Reptilian Thermoregulation. Pp. 17-23. In: C. Gans & F.A. Pough (eds.). Biology of the Reptilia, vol. 12. Physiological Ecology. Academic Press, New York. 536 p.
- RAND, A.S. 1964. Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard *Anolis lineatopus*. *Ecology*, 45: 864-868.
- RAND, A.S. 1978. Reptilian arboreal folivores. Pp. 115-122. In: G.G. Montgomery (ed.). The Ecology of Arboreal Folivores. Smithsonian Institute Press, Washington. 574p.
- RAND, A.S.; DUGAN, B.A.; MONTEZA, H. & VIANDA, D. 1990. The diet of a generalized folivore: *Iguana iguana* in Panama. *Journal of Herpetology*, 24: 211-214.
- REEDER, T.W.; COLE, C.J. & DESSAUER, H.C. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates*, 3365: 1-61.
- ROCHA, C.F.D. 1988. Ritmo de atividade e microclimatologia do hábitat de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae). *Anais do VI Seminário Regional de Ecologia*, São Carlos, 1: 269-281.
- ROCHA, C.F.D. 1994. Introdução à ecologia de lagartos brasileiros. Pp. 39-57. In: L.B. Nascimento, A.T. Bernardes & G.A. Cotta (orgs.). Herpetologia no Brasil I. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte. 134p.
- ROCHA, C.F.D. 1995. Ecologia termal de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 55: 481-489.
- ROCHA, C.F.D. 1996. Seasonal shift in lizard diet: the seasonality in food resources affecting the diet of *Liolaemus lutzae* (Tropiduridae). *Ciência & Cultura*, 48: 264-269.
- ROCHA, C. F. D. 2000. Selectivity in plant food consumption in the lizard *Liolaemus lutzae* from southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35: 14-18.
- ROCHA, C.F.D. & BERGALLO, H.G. 1990. Thermal biology and flight distance of *Tropidurus oreadicus* in an area of Amazonian Brazil. *Ethology, Ecology & Evolution*, 2: 263-268.
- ROCHA, C.F.D. & BERGALLO, H.G. 1994. *Tropidurus torquatus* (Collared Lizard). Diet. *Herpetological Review*, 25: 69.
- ROCHA, C.F.D. & SIQUEIRA, C.C. 2008. Feeding ecology of the lizard *Tropidurus oreadicus* Rodrigues 1987 (Tropiduridae) at Serra dos Carajás, Pará state, northern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 631-637.
- ROCHA, C.F.D. & VAN SLUYS, M. 2007. Herpetofauna de Restingas. Pp. 44-65. In: L.B. Nascimento & M.E. Oliveira (orgs.). Herpetologia no Brasil II. Belo Horizonte, Sociedade Brasileira de Herpetologia. 354p.
- ROCHA, C.F.D. & VAN SLUYS, M. 2008. Comportamento de Répteis. Pp. 173-188. In: K. Del-Claro, F. Prezoto, J. Sabino, (orgs.). As Distintas Faces do Comportamento Animal, 2 ed. UNIDERP, Campo Grande. 276p.

- ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 1996. Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a brazilian restinga habitat. *Australian Journal of Ecology*, 21: 110-113.
- ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G. & PECCININI-SEALE, D. 1997. Evidence of an unisexual population of the brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with description of a new species. *Herpetologica*, 53: 374-382.
- ROCHA, C.F.D.; VRCIBRADIC, D. & ARAÚJO, A.F.B. 2000. Ecofisiologia de Répteis de Restinga. Pp. 117-149. In: F.A.E. Esteves & L.D. Lacerda (orgs.). *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. NUPEM/UFRJ, Macaé. 394p.
- ROCHA, C.F.D.; DUTRA, G.F.; VRCIBRADIC, D. & MENEZES, V.A. 2002. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos Archipelago: species list and ecological aspects. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 285-291.
- ROCHA, C.F.D.; VRCIBRADIC, D.; MENEZES, V.A. & ARIANI, C.V. no prelo. Ecology and natural history of the easternmost native lizard species in South America, *Trachylepis atlantica* (Scincidae), from the Fernando de Noronha archipelago, Brazil. *Journal of Herpetology*.
- ROCK, J.; ANDREWS, R. M. & CREE, A. 2000. Effects of reproductive condition, season, and site on selected temperatures of a viviparous gecko. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73: 344-355.
- RUPPERT, R.M. 1980. Comparative assimilation efficiencies of two lizards. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 67A: 491-496.
- SCHALL, J.J. 1977. Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*, 33: 261-272.
- SCHALL, J.J. & DEARING, M.D. 1994. Body temperature of the herbivorous Bonaire island whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *Journal of Herpetology*, 28: 526-528.
- SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 369-404.
- SCHWARZKOPF, L. & SHINE, R. 1991. Thermal biology of reproduction in viviparous skinks, *Eulamprus tympanum*: why do gravid females bask more? *Oecologia*, 88: 562-569.
- SMITH, G.R. & BALLINGER, R.E. 1994. Thermal ecology of *Sceloporus virgatus* from southeastern Arizona, with comparison to *Urosaurus ornatus*. *Journal of Herpetology*, 28: 65-69.
- SILVA, V.N.E. & ARAÚJO, A.F.B. 2008. *Ecologia dos Lagartos Brasileiros*. Technical Books Editora, Rio de Janeiro. 272p.
- STEWART, J.R. 1984. Thermal biology of the live bearing lizard *Gerrhonotus caeruleus*. *Herpetologica*, 40: 349-355.
- SZARSKI, H. 1962. Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution*, 16: 529.
- TEIXEIRA-FILHO, P.F.; ROCHA, C.F.D. & RIBAS, S.C. 1995. Aspectos da ecologia termal e uso do habitat por *Cnemidophorus ocellifer* (Sauria: Teiidae) na restinga de Barra de Maricá, RJ. *Oecologia Brasiliensis*, 1: 155-165.
- TEIXEIRA-FILHO, P.F.; ROCHA, C.F.D. & RIBAS, S.C. 1996. Ecologia termal e uso do habitat por *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil. Pp. 255-267. In: J.E. Péfaur (ed.). *Herpetologia Neotropical*. Actas del II Congreso Latinoamericano de Herpetologia, II Volumen. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes, Merida, Venezuela. 453p.
- TOSINI, G. & AVERY, R. 1996. Pregnancy decreases set-point temperatures for behavioural thermoregulation in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Herpetological Journal*, 6: 94-96.
- TROYER, K. 1987. Small differences in daytime body temperature affect digestion of natural food in a herbivorous lizard (*Iguana iguana*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 87A: 623-626.
- VAN DAMME, R.; BAUWENS, D. & VERHEYEN, R.F. 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos*, 57: 61-67.
- VAN MARKEN LICHTENBELT, W.D. 1992. Digestion in an ectothermic herbivore, the green iguana (*Iguana iguana*): effect of food composition and body temperature. *Physiological Zoology*, 65: 649-673.
- VAN SLUYS, M. 1992. Aspectos da ecologia do lagarto *Tropidurus itambere* (Iguanidae) em uma área do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 52: 181-185.
- VAN SLUYS, M.; ROCHA, C.F.D.; VRCIBRADIC, D.; GALDINO, C.A.B. & FONTES, A.F. 2004. Diet, activity and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology*, 38: 606-611.
- VITT, L.J. 1993. Ecology of isolated open formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 2370-2390.
- VITT, L.J. 1995. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*, 1: 1-29.

- VITT, L.J. 2004. Shifting paradigms: herbivory and body size in lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 16713-16714.
- VITT, L.J. & CARVALHO, C.M. 1992. Life in the trees: the ecology and life history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the lavrado area of Roraima, Brazil, with comments on tropical teiid life histories. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1995-2006.
- VITT, L.J. & COLLI, G.R. 1994. The geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1986-2008.
- VITT, L.J. & CARVALHO, C.M. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the lavrado area of northern Brazil. *Copeia*, 1995: 305-329.
- VITT, L.J. & ZANI, P.A. 1997. Ecology of the nocturnal lizard *Thecadactylus rapicauda* (Sauria: Gekkonidae) in the Amazon region. *Herpetologica*, 53: 165-179.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & CALDWELL, J.P. 1996. Behavioural ecology of *Tropidurus hispidus* (Spix) on isolated rock outcrops in Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 81-101.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & AVILA-PIRES, T.C.S. 1997a. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (=Plica) *umbra* in the Amazon region. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1876-1882.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A.; CALDWELL, J. P.; ARAÚJO, M.C. & MAGNUSSON, W.E. 1997b. Ecology of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in the Amazon Region of Brazil. *Copeia*, 1997: 745-757.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & LIMA, C.M. 1997c. Heliotherms in tropical rain forest: The ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curuá-Una of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 199-220.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A. & MONTEIRO DE BARROS, A.A. 1997d. Ecological variation among populations of the gekkonid lizard *Gonatodes humeralis* in the Amazon basin. *Copeia*, 1997: 32-43.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A.; AVILA-PIRES, T.C.S. & ESPÓSITO, M.C. 1998. Geographical variation in the ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* in the Amazon rain forest. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1671-1680.
- VITT, L.J.; SARTORIUS, S.S.; AVILA-PIRES, T.C.S.; ESPÓSITO, M.C. & MILES, D.B. 2000a. Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. *Oecologia*, 122: 410-420.
- VITT, L.J.; SOUZA, R.A., SARTORIUS, S.S., AVILA-PIRES, T.C.S. & ESPÓSITO, M.C. 2000b. Comparative ecology of sympatric *Gonatodes* (Sauria: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. *Copeia*, 2000: 83-95.
- VITT, L.J.; SARTORIUS, S.S.; AVILA-PIRES, T.C.S. & ESPÓSITO, M.C. 2001a. Life on the leaf litter: the ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon. *Copeia*, 2001: 401-412.
- VITT, L.J.; SARTORIUS, S.S.; AVILA-PIRES, T.C.S. & ESPÓSITO, M.C. 2001b. Life at river's edge: ecology of *Kentropyx altamazonica* in the Brazilian Amazon. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1855-1865.
- VITT, L.J.; AVILA-PIRES, T.C.S.; ZANI, P.A. & ESPÓSITO, M.C. 2002. Life in shade: The Ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar anoles. *Copeia*, 2002: 275-286.
- VITT, L.J., AVILA-PIRES, T.C.S.; ESPÓSITO, M.C.; SARTORIUS, S.S. & ZANI, P.A. 2003a. Sharing Amazon rainforest trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *A. transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology*, 37: 48-57.
- VITT, L.J., T. C. S. AVILA-PIRES, P. A. ZANI, S. SARTORIUS AND M. C. ESPÓSITO. 2003b. Life above ground: Ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon Rainforest with comparisons to its nearest relatives. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 142-156.
- VITT, L.J.; ZANI, P.A.; CALDWELL, J.P.; SARTORIUS, S.S.; COOPER JR, W.E.; BAIRD, T.A.; BAIRD, T.D. & PÉREZ-MELLADO, V. 2005. Pushing the edge: extended activity as an alternative to risky body temperatures in a herbivorous teiid lizard (*Cnemidophorus murinus*: Squamata). *Functional Ecology*, 2005: 152-158.
- VITT, L.J.; SHEPARD, D.B.; CALDWELL, J.P.; VIEIRA, G.H.C.; FRANÇA, F.G.R. & COLLI, G.R. 2007. Living with your food: geckos in termitaria of Cantão. *Journal of Zoology*, 272: 321-328.
- VITT, L.J.; SHEPARD, D.B.; VIEIRA, G.H.C.; CALDWELL, J.P.; COLLI, G.R. & MESQUITA, D.O. 2008. Ecology of *Anolis nitens brasiliensis* in Cerrado woodlands of Cantão. *Copeia*, 2008: 142-151.
- VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 1995. Ecological observations of the scincid lizard *Mabuya agilis* in a brazilian restinga habitat. *Herpetological Review*, 26: 129-131.
- VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 1996. Ecological differences in tropical sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 30: 60-67.

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

VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 2002a. Use of Cacti as heat sources by thermoregulating *Mabuya agilis* (Raddi) and *Mabuya macrorhyncha* Hoge (Lacertilia, Scincidae) in two restinga habitats in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19: 77-83.

VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 2002b. Ecology of *Mabuya agilis* (Raddi) (Lacertilia, Scincidae) at the restinga of Grumari, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19 (supl. 2): 19-29.

VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 2004. Field body temperatures of pregnant and non-pregnant females of three species of viviparous skinks (*Mabuya*) from Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 38: 447-451.

VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 2005. Observations on the natural history of the lizard *Mabuya macrorhyncha* Hoge (Scincidae) in Queimada Grande Island, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 1185-1190.

WRIGHT, J.W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. Pp. 28-81. In: J.W. Wright and L.J. Vitt (eds.). Biology of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma. 417p.

ZALUAR, H.L.T. & ROCHA, C.F.D. 2000. Ecology of the wide-foraging lizard *Ameiva ameiva* (Teiidae) in a sand dune habitat of southeast Brazil: ontogenetic, sexual and seasonal trends in food habits, activity, thermal biology and microhabitat use. *Ciência e Cultura*, 52: 101-107.

ZIMMERMAN, L.C. & TRACY, C.R. 1989. Interactions between the environment and ectothermy and herbivory in reptiles. *Physiological Zoology*, 62: 374-409.

Submetido em 07/10/2008.

Aceito em 17/11/2008.